Süßwasser-Amphipoden: eine Liebeserklärung? – Selbstreflexionen eines so genannten „Spezialisten“

Manfred PÖCKL

Abstract: **Freshwater Amphipods: declaration of love? – self-reflection of a so called „specialist“**. After approximately thirty years of studying freshwater amphipods, the author is still fond of this crustaceans and tries to find good reasons for his love and fascination: They are easily available in huge numbers the whole year round (they are not included in the red list of endangered species) in nearby streams and rivers, they reproduce during most of the year, and all life stages are available the whole year round. Qualitative sampling is easily achieved using a standard had-net, buckets and white jars. Sampling size can roughly be compared by c.p.u (catch per unit effort). Freshwater amphipods have an ideal body size (can be detected without optical instruments, they are not aggressive, do not bite and sting and are not venamenous). Precopulatory-pairs and ovigerous females can easily be assorted alive with a spoon or forceps. Due do their photophobic behaviour, size classes can be easily obtained by using a series of sieves with decreasing mesh size. In running water ecosystems, amphipods normally have a huge biomass and productivity, and play an essential role in food web interactions. As POM-shredders (feeding mostly on leaf litter, colonised by bacteria, fungi and protozoa) they are the driving force for decaying organic materials on the one hand, and due to their huge biomass and productivity, amphipods are ideal and important prey organsims for higher trophic levels, mostly fish. Freshwater amphipods can be kept easily on the short term time scale in the laboratory, and have been used intensively, especially in eco-toxicology. From the 1990ies until today, several species from the Ponto-Caspian region have invaded central and western Europe. The strongest invader, which has been detected in the UK in 2010, is the so-called „killer shrimp“ (*Dikerogammarus villosus*). Moreover, bio-diversity, evolutive radiation, speciation and zoo-geography of freshwater amphipods is extremely fascinating, and taxonomy in this group really meets arts. Every two years there is an international scientific meeting of amphipod specialists from the whole world: ICA (International Colloquium on Amphipoda). This is a legendary group of nice and mostly relaxed people, who love to celebrate a mixture of science, food, drinks, music, and having a good time. Being an amphipod specialist is a „special way of life“. Some amphipod species from the deep sea off New Zealand, from the Antartic, and especially from Lake Baikal, are super-giant, bizarrely shaped, brightly coloured, and show a peculiar behaviour. Another group of animals, the „second love“ of the author, are freshwater crayfish. Their ecology, biology and handling is compared with that of amphipods. The „secret love“ of the author are, however, behavioural sciences of animals and evolutionary biology, and especially the area where both disciplines overlap each other.

Key words: freshwater amphipods, good reasons for studying them, sampling and rearing, (re)-production, zoogeography, invasion, POM-shredders, prey for fish, taxonomy and zoo-geography.

Einleitung

Ich möchte mich zu Beginn gleich vorweg entschuldigen bei all jenen Kollegen, die vielleicht einen trockenen wissenschaftlichen Artikel mit vielen neuen Erkenntnissen und Ergebnissen erwarten. Das wird er sicherlich nicht; er wird vielmehr Persönliches enthalten und ich werde versuchen der Frage auf dem Grund zu gehen, warum ich mich gerade der Biologie und Ökologie dieser Tiergruppe verschrieben habe. Naturgemäß werden selbst in diesem Artikel und reviewartig Erkenntnisse zu bestimmten Schwerpunktthemen vermittelt. Sie werden sich aus dem Zusammenhang des Inhaltes ergeben. Es werden aber auch riesige, bizarr geformte, und leuchtend gefärbte Amphipoden aus der Tiefsee, der Antarktis und dem Baikalsee vorgestellt. Auch beinhaltet der Artikel erstmals viele praktische Tipps aus meinem Erfahrungsschatz sowohl für Aufsammlungen von Flohkrebsen im Freiland als auch für experimentelle Arbeiten im Labor: Erkenntnisse, die ich mir selber durch Versuch und Irrtum erarbeiten musste, die man normalerweise aber nie publiziert, die aber für Anfänger sehr wertvoll sein könnten.

Als ich meine Liebste, die Antje Ziegler, kennen lernte, stellte ich mich auch bei ihr als Biologe und Ökologe – genauer ausgedrückt Ökologe der Binnengewässer, also Limnologe (übersetzt „Gatsch-Forscher“), vor. „Ja, aber warum gerade die Flohkrebse? Was ist denn gerade an denen so interessant, so faszinierend?“ Ich habe mich lange vor einer erschöpfenden Antwort gedrückt – und diese Frage ist auch nicht so einfach zu

Denisia **33**,
zugleich Kataloge des
oberösterreichischen
Landesmuseums
Neue Serie **163** (2014):
369-392

beantworten. Aber da ich nun einen Artikel für die Denisia schreiben soll (eigentlich habe ich eh keine Zeit, aber ich habe es meiner Studienkollegin Emmy Wöss versprochen, die mich sehr nett darum gebeten hat), ist vielleicht jetzt der richtige Zeitpunkt gekommen, nicht nur Antje alleine in einem persönlich Gespräch, sondern einem breiteren Leserkreis, dies zu erklären.



Abb. 1: Der „supergroße" Amphipode *Alicella gigantea* Chevreux, 1899 (Alicellidae) aus den Hadalen Tiefen des Südpazifiks (Foto: Anne-Nina Lörz). Neun Individuen wurden beobachtet und über 1.500 Fotos in situ aufgenommen. Neun Individuen in einem Größenbereich zwischen 102 und 290 mm wurden mittels beköderter Reusen in Tiefen von 6.265 m bis 7.000 m gefangen. Vergleiche Jamieson et al. (2013). Foto: O.C. Coleman / A.-N. Lörz.



Abb. 2: Oliver Charles Coleman versucht vom „supergroßen" Amphipoden *Alicella gigantea* Chevreux, 1899 (Alicellidae) abzubeißen. Schon mit wenigen Exemplaren wäre man richtig satt. Schade, dass solche Riesen nicht in mitteleuropäischen Bächen und Flüssen leben! Foto: A.-N. Lörz.

Nun beschäftige ich mich seit etwa Mitte der 1980er Jahre mit den Flohkrebsen, also seit etwa 30 Jahren. Ich habe dazu unter Anleitung von Uwe Humpesch eine Dissertation verfasst und meine Arbeiten am Limnologischen Institut in Mondsee durchgeführt. Danach bin ich aber weiter bei den Flohkrebsen bis heute hängen geblieben. War es der mangelnde Mut mir eine andere Tiergruppe, ein anderes Forschungsthema zu suchen? – Nein, ich glaube nicht!

Die Flohkrebse in Mitteleuropa sind nicht besonders groß. Auch der invasive Große Höckerflohkrebs (*Dikerogammarus villosus*), im Englischen auch „killer shrimp" genannt, – mehr Informationen zu diesem Super-Invasor später – wird höchstens 23 mm. Nach anderen Quellen wird er 30 mm. Obwohl ich schon zehntausende dieser Tiere gesehen habe, waren meine Exemplare noch nie so groß. Für Laien, die sich nicht mit Wirbellosen Tieren der Binnengewässer beschäftigen, sind sie verhältnismäßig klein. Es gibt aber auch sehr große Amphipoden, beispielsweise in der Tiefsee, in der Antarktis und im Baikalsee. Baikalische Amphipoden erreichen (mit Antennen) eine Größe von bis zu 30 cm, solche in der Tiefsee vor Neuseeland werden ebenso groß. Abb. 1 zeigt den „supergroßen" Amphipoden *Alicella gigantea* Chevreux, 1899 (Alicellidae) aus den Hadalen Tiefen des Südpazifiks (vergleiche Jamieson et al. (2013)). Das sind schon schöne Happen, und mit mehreren Exemplaren solcher Tiere würde man bestimmt satt werden! So versucht Oliver Charles Coleman vom Museum für Naturkunde des Leibniz-Instituts für Evolutions- und Biodiversitätsforschung aus Berlin vom „supergroßen" Amphipoden *Alicella gigantea* abzubeißen (Abb. 2). Abb. 3 zeigt den Amphipoden *Epimeria emma* (Epimeriidae), der erst 2014 von Lörz & Coleman beschrieben wurde. Er ist mit etwa 10 mm nicht besonders groß, aber von sehr erstaulichem Aussehen. Ein richtig gruseliger Schocker wie aus einem science fiction film – Gott sei dank mit etwa 10 mm nicht riesig groß! – ist der Amphipode *Epimeria macrodonta* Walker, 1906 (Epimeriidae) aus der Admiralsbucht in der Antarktis (Abb. 4, vergleiche De Broyer & Jażdżewska 2014).

Es sind derzeit über 6.000 Amphipodenarten beschrieben, das entspricht nur etwa 20% von 30.000 bis 40.000 weltweit vermuteten Arten. Von modernen Forschungsschiffen aus kann nun auch der Meeresgrund in arktischen und antarktischen Gewässern und in der Tiefsee untersucht werden. Dabei stellte sich heraus, dass die Amphipoden in allen diesen Lebensräumen nicht nur durch eine große Artenvielfalt, sondern meist auch durch eine große Individuenzahl gekennzeichnet sind. Sie bilden daher ein wichtiges Glied der Nahrungskette (world amphipoda database 2014).

So wie in Abb. 5 dargestellt, stellen sich Phylogene-

tiker und Taxonomen den Bauplan eines sehr ursprünglichen, basalen Ur-Amphipoden vor (z.B. LOWERY & MYERS 2013). Aber wir schweifen von Thema ab und in die Ferne!

Die Flohkebse in Mitteleuropa sind weder besonders groß noch besonders bunt oder farbenprächtig. Sie sind alle gräulich, bräunlich, grünlich, teilweise orange, also eher unscheinbar. Besondere Farbenpracht zeichnen bestimmte Amphipoden in der Antarktis aus (siehe Abb. 4). Also Größe und Buntheit sind es bestimmt nicht, die mitteleuropäische Flohkrebse auszeichnen und dadurch zu faszinierenden Studienobjekten machen würden.

Verlassen wir nun also das internet, den Computer und die Bibliothek und gehen mit einem Handnetz (zur Not tut es auch ein Küchensieb), einem Eimer und einer weißen Schale bewaffnet **zum nächsten Waldbach**, um Wirbellose Tiere aus dem Schotter und aus Laubanhäufungen, also vom Boden (Benthos), zu sammeln. Wir machen ein qualitatives „kick-sampling“ (drehen mit den Füssen Steine um und wirbeln das Substrat auf) und schon nach wenigen Siebzügen werden wir fündig. Es wurlt und wimmelt nur so von Flohkrebsen. Wenn wir mehr als eine halbe Stunde sammeln, haben wir eine gute Stichprobe von tausenden Tieren.

Man braucht nicht hunderte oder tausende Kilometer, oder gar um die halbe Welt, zu reisen, um sein Studienobjekt zu erbeuten. Die Sammelstelle ist nah, im Idealfall fußläufig erreichbar, und die Flohkrebse so gut wie immer – jahrein, jahraus – verfügbar. Sie überwintern nicht im Süden wie die Zugvögel und halten auch keinen Winterschlaf bzw. Winterruhe wie viele Säugetiere (Fledermäuse, Igel, Bär, Bilche, etc.). **Es ist also die leichte Verfügbarkeit meiner Studienobjekte**, und das **ganzjährig** (wie wir später noch sehen werden) und **in rauen Mengen**. Außerdem gibt es weder verschiedene Entwicklungsstadien wie bei den hemimatabolen (Larve – Imago = flugfähiges Geschlechtstier) oder holometabolen (Larve – Puppe – Imago) Insekten, noch eine kurze Reproduktionsphase, welche bei Eintagsfliegen (Ephermeroptera) oft nur wenige Tage pro Jahr dauert. Der deutsche Name bezieht sich auf diese Kurzlebigkeit der Imagines dieser Insektenordnung. Wenn man als Forscher diese kurze Fortpflanzungsphase verpasst, muss man wieder ein ganzes Jahr warten, bis neuerlich flugfähige Geschlechtstiere auftreten werden. Bei den Flohkrebsen sehen die kleinsten, aus dem Ei schlüpfenden und den Brutbeutel ihrer Mutter verlassenden Jungtiere, mit einer Länge von ca. 1,5 mm, aus wie kleine Erwachsene. Die Tiere häuten sich nur regelmäßig und werden dabei schrittweise immer größer. Mit Ausnahme einer kurzen Fortpflanzungsruhepause im Spätherbst läuft die Reproduktion kontinuierlich das ganze Jahr hindurch, wobei es eine markante Spitze im Frühjahr (April / Mai) und eine zweite, weniger markante im Spätsommer (August / September) gibt.



Abb. 3: *Epimeria emma* LÖRZ & COLEMAN, 2014 (Epimeriidae). Vergleiche LÖRZ A.-N. & C.O. COLEMAN (2014). Foto: A.-N. Lörz.



Abb. 4: Bizarr aussehend und prächtig gefärbt: der Amphipode *Epimeria macrodonta* WALKER, 1906 (Epimeriidae) aus der Antarktis, Admiralsbucht. Vergleiche De BROYER C. & A. JAŻDŻEWSKA (2014). Foto: A. Jażdżewska.

Für rein qualitative Beprobungen der Gewässerböden nach Flohkrebsen braucht man auch keine ausgeklügelten Gerätschaften, kein E-Aggregat wie beim Fischen, keinen freeze-core mit flüssigem Stickstoff. Es reichen Küchensieb, Eimer und Schale – das ist alles! Aufgrund der großen Menge an Flohkrebsen, die man innerhalb kürzester Zeit erbeutet, braucht man kein

Abb. 5: So stellen sich Phylogenetiker und Taxonomen den Bauplan eines sehr ursprünglichen Amphipoden vor. Vergleiche: LOWERY & MYERS (2013).

Abb. 6: Ablauf der Begattung bei Flohkrebsen: (**a**) Begattungsbereitschaft, (**b**) Präkopula-Pärchen (amplexus), (**c**) Häutung, (**d**) Kopula (Befruchtung der frisch gelegten Eier im Brutbeutel des Weibchens, (**e**) eiertragendes Weibchen. Nach PÖCKL (1990).

schlechtes Gewissen haben die Tiere durch die Sammeltätigkeit auszurotten. Sie stehen nicht auf der Roten Liste und man braucht keine Ausnahmegenehmigung nach dem Naturschutzgesetz des jeweiligen Bundeslandes. Die hohe Dichte der Tiere ist auf ihre **hohe Reproduktionsrate** zurückzuführen, wie wir später noch sehen werden. Findet man an einer Sammelstelle mit der oben beschriebenen Methode trotz einer CPU (catch per unit effort) von 30-60 Minuten keine Flohkrebse, kann man sich sicher sein, dass die Tiere dort nicht vorkommen oder es gröbere bis massive Probleme mit dem Gewässer gibt. Normalerweise kommen die Tiere entweder in rauen Mengen oder überhaupt nicht vor. CPU ist ein relatives Maß für die Häufigkeit. Das heißt man sammelt an mehreren Orten eine bestimmte Zeitspanne und kann dann später die Sammelstellen anhand der in dieser Zeit gesammelten Anzahl von Tieren vergleichen.

In der Donau ist es etwas anders. Wenn man dort – am besten eignen sich ein schottrige Ufer oder Kiesbänke – vom Ufer aus watend Amphipoden sammelt, ist der jeweilige Wasserstand entscheidend für den Erfolg. Dieser ist optimal bei Niedrigwasser, mittel bei Mittelwasser und schlecht über Mittelwasser. Ist der Wasserstand deutlich über Mittelwasser und ansteigend, lohnt eine Sammelfahrt nicht, und man bleibt am besten zu Hause, wartend bis der Wasserstand wieder sinkt. Man kann sich darüber durch entsprechende internet-Abfragen im Voraus informieren. Dies ist auf das Verhalten der Amphipoden zurückzuführen, die nicht über die normale Mittelwasserlinie hinaus Richtung Ufer wandern.

Was sehen wir noch in der weißen Sammelschale?

Die Tiere sind **groß genug**, man sieht sie mit unbewaffnetem Auge. Man braucht keine Angst haben, man wird nicht gezwickt wie von den wehrhaften Flusskrebsen (siehe später). Sie stechen nicht wie Hautflügler oder Wanzen und sie beißen nicht wie Sandlaufkäfer. Für mich haben sie mit ihrer Körperlänge von bis zu 23 mm die **ideale Größe**. Mit Löffel oder Federpinzette kann man leicht mit ihnen hantieren. Planktonkrebse, also Wasserflöhe (Daphnien) und Ruderfußkrebse (Copepoden), oder aber auch Muschelkrebse (Ostracoden), haben mich zwar auch immer wieder fasziniert, aber letzten Endes waren sie mir dann doch zu klein. Man sieht sie einfach nicht ohne optische Hilfsmittel!

In der Sammelschale flitzen die Flohkrebse rastlos herum. Manche von ihnen sind wie im **Doppelpack** zusammengehängt. Was mag das sein? Es sind **„Präkopula-Pärchen"**, wobei immer das größere Exemplar (oben) im Amplexus das Männchen ist, das kleinere

(unten) das Weibchen. Die männlichen Flohkrebse betreiben „mate-guarding" und haben sich für die bevorstehende Kopulation ihre Geschlechtspartnerin gesichert (vergleiche Abb. 6). Schon in der lebenden Probe kann man sich diese Doppelpacks gut sortieren und in einen separaten Behälter geben. **Sex und Reproduktion** spielen im Leben der Flohkrebse **die zentrale Rolle**. Das haben schon Forscher im 19. Jahrhundert erkannt und es hat sie erstaunt. So schrieb beispielsweise bereits Fritz MÜLLER im Jahre 1864 in seinem Buch „Für Darwin" (1869 ins Englische unter dem Titel übersetzt: Facts and Arguments for Darwin): „Gammarus gehören zu den begattungseifrigsten Tieren ihrer Ordnung; selbst Weibchen, die mit Eiern beliebiger Entwicklungsstufe beladen sind, haben nicht selten ihre Männchen auf dem Rücken". Somit sichern sich die Männchen durch dieses Verhalten, das man als „mate guarding" (Braut-Bewachung) bezeichnet, schon früh ihre potentielle Geschlechtspartnerin. Nachdem die frisch geschlüpften Jungen des letzten Eigeleges den Brutbeutel ihrer Mutter verlassen haben und sich diese gehäutet und danach neuerlich ein Eigelege produziert hat, müssen Begattung und Befruchtung rasch erledigt werden (SUTCLIFFE 1992, 1993a, 1993b, GALIPAUD et al. 2010).

Des Weiteren sieht das geschulte Auge bereits in der lebenden Probe **eiertragende Weibchen**. Die weiblichen Flohkrebse betreiben „Brutpflege" und tragen die Eier im Brutbeutel im unteren Brustteil mit sich herum. Im frühen Entwicklungsstadium sind diese Brutgelege deutliche schwarze Patzen am vorderen, bauchseitigen Teil des Tieres. Spätere Entwicklungsstadien dieser Brutgelege sind orangefarbig (vergleiche Abb. 6). Man kann bereits im Freiland an der Lebendtierprobe diese eiertragenden Weibchen gut sortieren und in einen separaten Behälter geben. Durch das Sortieren und Separieren der Präkopula-Pärchen und der eiertragenden Weibchen hat man bereits den reproduktiven Anteil der Population erfasst. Dieser Anteil ist jahreszeitlich (monatlich) verschieden groß.

Apropos Sex: Abb. 6 zeigt den Ablauf der Begattung. Von den fünf dargestellten Phasen sind im Besonderen Phase 2 (Präkopulapärchen; amplexus) und 5 (eiertragende Weibchen) solche, die immer wieder und über lange Zeiträume zu finden sind. Präkopulapärchen bleiben – temperaturabhängig – bis zu ein paar Wochen zusammen. Weibchen tragen ihre Eier, die frisch gelegt schwarz und in späteren Phasen orangerot gefärbt sind, von etwa zwei Wochen im Sommer bis zu einigen Monaten im Winter (PÖCKL 1990, PÖCKL 1992, PÖCKL 1993, PÖCKL & HUMPESCH 1990, PÖCKL & TIMISCHL 1990, PÖCKL 1995, PÖCKL et al. 2003).

Über das Sexualverhalten, Vor- und Nachteile weiblicher und männlicher Strategien ist viel geforscht und geschrieben worden. SUTCLIFFE (1992, 1993a, 1993b) fasste das damalige Wissen in einem dreiteiligen Review zusammen, der 56 Seiten stark ist. Auch seither ließ das Interesse an diesem Thema nicht nach und es gibt meterhohe Papierstapel, wenn man sich die gesamte Literatur darüber ausdrucken würde.

In der Population bleiben jetzt nicht-eiertragende Weibchen, Männchen und Jungtiere in der Probe zurück. Zwischen Jungtieren und Adulten kann man aufgrund ihrer Größe unterscheiden. Eine Referenz dafür mag das kleinste Weibchen im Doppelpack und / oder das kleinste eiertragende Weibchen sein. Ein Nachteil der Flohkrebse ist, dass man beim nicht-reproduktiven Anteil der Population Männchen und Weibchen mit unbewaffnetem Auge nicht unterscheiden kann. Das kann man nur im Binokular und es ist für das ungeschulte Auge gar nicht so einfach!

Man sieht im Zentrum der weißen Sammelschale wenig Tiere, dafür an den Ecken und Rundungen umso mehr. Den Tieren behagt es nicht, dass man sie sehen kann. Eines möchte unter das andere kriechen und es behagt ihnen besser in der Ecke, weil sie glauben von allen Seiten (dreidimensional) abgedeckt zu sein. Man lege einen Stein oder zwei, drei in die Sammelschale. Bald sieht man gar keine Tiere mehr; alle haben sich unter dem Stein / den Steinen zusammengerottet. Sie wollen aus dem Licht flüchten und sich verstecken; man sagt dazu, sie sind „photophob" (lichtflüchtend, lichtmeidend).

Wenn man für eine Populationsanalyse an **verschiedenen Größenklassen** der Flohkrebse interessiert ist, kann man sich – immer noch an der Lebendtierprobe – diese **photophobe Eigenschaft** der Tiere zunutze machen. Wenn man sich einen Siebturm von Sieben mit unterschiedlicher Maschenweite baut, diese der abnehmenden Größe nach anordnet, dann die lebenden Flohkrebse hineingibt und oben beispielsweise eine Neon-Handleuchte (wichtig ist ein helles, aber nicht warmes Licht) hinhängt, wird sich die Population der Größe nach selbst sortieren. Jedes Tier versucht immer weiter nach unten zu wandern und sich durch das Loch zu zwängen so lange bis es nicht mehr hindurchpasst. Dann baut man den Siebturm ab und hat, bis auf wenige Ausreißer, eine größensortierte Probe der Population. Die Tiere sortieren sich selbst und man kann inzwischen was Besseres tun, wie ich damals als Student bald herausgefunden hatte (wie beispielsweise Eis essen, mit Freunden Bier trinken, fernsehen, Buch lesen, etc.).

Vielleicht haben Sie, geschätze(r) Leser/in, bemerkt, wieviel man bereits im Freiland anhand der lebenden Sammelprobe erkennen kann. Ich versuche die Tiere so lang leben zu lassen, wie nur irgendwie möglich. Ich

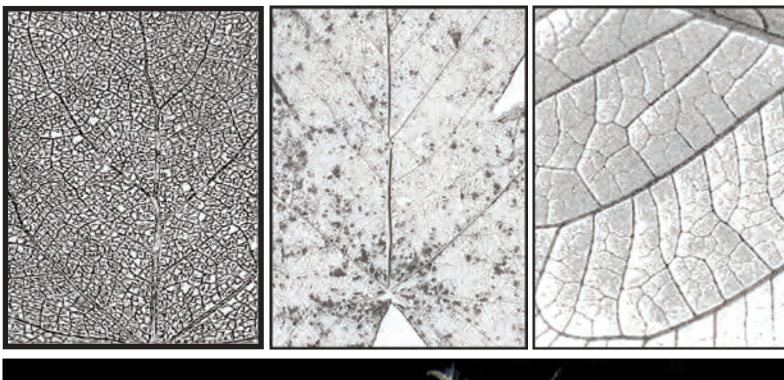






Abb. 7: Viereckige Laubblattstücke verschiedener Arten (oben), wie sie von *Gammarus*-Arten als „shredder" (mitte) bis zu den Blattnerven konsumiert werden. Als zentrale Drehscheibe im Nahrungsnetz wird Blattbiomasse (c-POM) abgebaut, in f-POM und DOM reduziert, und tierische Biomasse produziert. Unten: Geräucherte Fische warten auf den menschlichen Verzehr. Sie haben sich größtenteils von Flohkrebsen ernährt. Fotos: oben: Grafik Eva Rührnößl; Mitte: Michal Manas; unten: © Wikipedia.

kann als Biologe (Lehre vom Lebendigen) die Kollegen/innen nicht verstehen, die immer sofort die Tiere vergiften. Flasche auf – Tiere rein – Gift rein – Flasche zu – abstellen!

Was sieht man in der Sammelprobe noch? Laubblätter mit Fraßspuren! Von wem stammen diese Fraßspuren? Richtig! Von den Flohkrebsen, die in die Nahrungsgilde der **„shredder"** gestellt werden. Es gibt aber auch Ausnahmen, wie beispielsweise den „killer shrimp" (davon aber später). In Fließgewässern nehmen die Flohkrebse eine zentrale und wichtige Rolle beim **Abbau des c-POM** (partikuläres organisches Material) ein. Sie sorgen dafür, dass sich POM nicht anhäuft und liegen bleibt, sondern anderen Nahrungsgilden zur Verfügung gestellt wird. Nachdem die Laubblätter im Herbst ins Wasser gefallen sind, werden sie von Mikroorganismen (Bakterien, Pilze, Einzeller) besiedelt und danach wird dieses Laubblatt mitsamt den Mikroorganismen von den Flohkrebsen konsumiert (Abb. 7). Diese **essenzielle Rolle im Ökosystem** wird in Landlebensräumen beispielsweise von Regenwürmern bewerkstelligt. Bereits DARWIN (1881) hat schon die enorme Bedeutung der Regenwürmer erkannt. Flohkrebse in Fließgewässern und Regenwürmer im Boden sind quasi die **Müllabfuhr** der toten organischen Masse (c-POM) die immer funktioniert. Die wissenschaftliche Literatur hinsichtlich des Abbaus von Laubblättern in Fließgewässern ist unüberschaubar und füllt wahrscheinlich ein ganzes Zimmer aus. Berühmt geworden ist das „river continuum concept" (z.B. CUMMINS & KLUG 1979, CUMMINS et al. 1984, VANNOTE et al. 1980).

Aufgrund ihrer großen Dichte, die bis zu 10.000 Individuen pro m^2 und mehr (!) betragen kann, und ihrer ständigen Reproduktion und somit hohen Produktionsrate entfällt auf die Flohkrebse ein **hoher Biomasseanteil** im Ökosystem der Fließgewässer. Flohkrebse stehen quasi an der Basis der Nahrungskette und produzieren ein Überangebot an Biomasse, das den Vertretern höherer trophischer Niveaus, Sekundärkonsumenten (Prädatoren / Beutegreifer / Räuber) als Nahrungsquelle zur Verfügung steht. Die wichtigsten Prädatoren in Fließgewässern sind die Fische. Also werden Flohkrebse häufig von Fischen konsumiert. Jetzt kommt ein Wort, das ich nicht sehr schätze, das die Situation jedoch kurz, bündig und klar beschreibt: Flohkrebse sind wichtige **„Fischnährtiere"** (Abb. 7, unten). Fische wiederum werden von Vertretern noch höherer trophischer Niveaus (z.B. Fischotter, Reiher, Kormoran, Seeadler, Fischadler) einschließlich des Menschen konsumiert (Abb. 7). An der Basis stehen in Fließgewässern aber meist die Flohkrebse!

Aufgrund ihrer idealen, handlichen Größe eignen sich Flohkrebse **optimal für Experimente jeglicher Thematik** im Labor, zwar mit gehobenem aber nicht allzu großem Aufwand. Vor allem für einige Wochen bis wenige Monate dauernde Kurzzeitexperimente wurden und werden sie immer wieder gern als Studienobjekte verwendet. Wenn man Flohkrebse über ein paar Jahre hält und über mehrere Generationen züchtet, wie ich

das bei meiner Dissertation in Mondsee getan habe, ist der Aufwand natürlich schon sehr hoch.

Wie wir gesehen haben, benötigen die photophoben Tiere Versteckmöglichkeiten unter Steinen, Laub, kleinen Holzteilchen, etc. Wird ihnen dieser Unterschlupf nicht gewährt, bringt sie der Stress innerhalb kurzer Zeit (1 Tag) um! In Fließgewässern verlassen *Gammarus*-Arten vor allem während der Nacht ihre Verstecke. Die Aktivität der Gammariden ist während der Dämmerung und in der Nacht am höchsten, wie Ergebnisse aus Untersuchungen zur Drift von wirbellosen Tieren bewiesen haben (z.B. MEIJERING 1972, ELLIOTT 2002a,b, STATZNER 2008). Dieser Tag-Nacht-Rhythmus der Flohkrebse ist wahrscheinlich als Anpassung, um von optisch orientierten Beutegreifern, also meist Fischen oder Larven des Feuersalamanders, nicht gesehen und gefressen zu werden.

Des Weiteren ist darauf zu achten, dass die Temperatur während des Transportes nicht wesentlich über 20, 22 °C ansteigt (eventuell mittels Kühltaschen, Eiswürfel, etc.) – auch nicht kurzzeitig (bzw. vorübergehend). Man wird die Tiere in Räumen mit mehr oder weniger konstanten, kühlen Temperaturbedingungen unterbringen. Optimal wären größere, begehbare Kühlräume, aber auch Kühlschränke. Hat man diese nicht zur Verfügung, eignen sich beispielsweise auch Erdkeller oder Garagen. Optimal-Temperaturen liegen so um 12, 14 °C. Essenziell ist eine gute Sauerstoffversorgung, die man durch Membran-Aquarienpumpen oder Kompressoren sowie Luftschlauch und Ausströmstein einfach einrichten kann. Eine mittelstarke bis zeitweise schwache Belüftung ist ausreichend. Ein weiterer wichtiger Faktor ist die Wasserqualität. Es sei darauf hingewiesen, dass Leitungswasser nicht die beste Wahl ist. Vielmehr empfehle ich in Containern natürliches Wasser aus den Gewässern mitzunehmen (und sich damit einen Vorrat anzulegen), aus denen man die Tiere gesammelt hat. Einerseits sind sie physikalisch-chemisch an dieses Wasser gewöhnt und andererseits an die dort heimische Mikroorganismen-Gesellschaft (Bakterien, Pilze, Einzeller). Umgewöhnungen an andere Wasserbedingungen bedeuten immer einen Stress, den es nach Möglichkeit zu vermeiden gilt! Ebenso empfehle ich Steine und Laub von den Sammelstellen mitzubringen (und sich damit einen Vorrat anzulegen).

Gegenüber ihrer Nahrung sind sie, wie weiter oben ausgeführt, nicht sehr anspruchsvoll. Einige Tage vor der Fütterung sollte man unbedingt getrocknete Laubblätter im Wasser von der Sammelstelle einweichen und das Wasser mehrmals wechseln. Damit wäscht man die leicht flüchtigen Inhaltsstoffe aus den Blättern aus und initiiert die Besiedlung der Blätter mit einer entsprechenden Mikroflora. Man kann ganze Blätter füttern oder man stanzt runde Blattstückchen mit einem Durchmesser von 10-15 mm mit einem Korkbohrer aus.

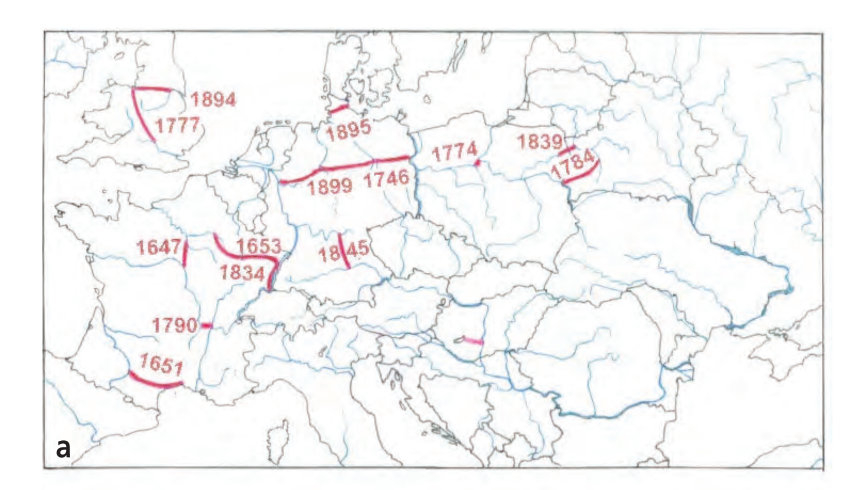
Wenn man nicht in Fließrinnen arbeitet, sondern mit stehenden Behältern ist das Wasser in regelmäßigen Abständen bzw. je nach Bedarf (etwa alle 2-4 Wochen) zu wechseln. Beim Zernagen der Blätter entstehen Krümmel und als Stoffwechsel-Endprodukt Faeces. Krümmel und Faeces (f-POM) sammeln sich am Behälterboden an und das f-POM wird immer mehr, wodurch es zur Sauerstoffzehrung kommt. Folglich verschlechtern Flohkrebse in stehenden Behältern selbst ihre Umweltbedingungen. Deshalb ist das Wasser regelmäßig zu erneuern und das feine organische Material abzusondern. Achtung! Um die Neugeborenen und kleinsten Stadien zurückzuhalten, ist das mit f-POM angereicherte Wasser durch ein Sieb mit geeigneter Maschenweite (600 µm) zu gießen.

Bei Beachtung der obigen Grundregeln kann man Flohkrebse für Laborversuche diversester Fragestellungen verwenden. Die Literatur ist voll mit unzähligen Artikeln. Besonders häufig wurden Flohkrebse im Bereich der **Ökotoxikologie** verwendet und es gibt hierzu beschriebenes Papier von wohl mehreren Metern Stärke. Man hat die Reaktion dieser Organismen auf Schwermetalle, anorganischen und organischen Verbindungen der unterschiedlichsten Art bis hin zu hochmolekularen Stoffen, wie beispielsweise Hormonen, getestet. Mich selber haben Laborversuche dieser Art nie wirklich interessiert.

Invasionen

In der Vergangenheit ist es in der österreichischen Donau zu **Invasionen** von ursprünglich ponto-kaspischen Amphipoden-Arten (solche, die natürlicherweise in den Unterläufen großer Flüsse vorkommen, welche ins Schwarze Meer und das Kaspische Meer münden; vergleiche MORDUKHAI-BOLTOVSKOJ 1964) gekommen, die in mehreren Schüben verlaufen ist. Über den Rhein-Main-Donau – Kanal haben sich diese Tiere rasch weiter ausgebreitet und größere Flüsse in Deutschland, Holland, Frankreich besiedelt (z.B. JAZDZEWSKI & KONOPACKA 1999, BOLLACHE et al. 2004, VAN DER VELDE et al. 2000, 2002, HOLDICH & PÖCKL 2007). BIJ DE WAATE et al. (2002) haben drei Invasionskorridore der ponto-kaspischen Fauna für Europa unterschieden und das Donau-System als den südlichsten Invasionskorridor beschrieben. In Anzahl und Biomasse der benthischen Lebensgemeinschaft des Rheins in den Niederlanden machen die gebietsfremden aquatischen Wirbellosen ca. 90% aus (VAN RIEL et al. 2006).

Der Grund für solche Invasionen sind einerseits Kanäle, die in ganz Europa zu unterschiedlichen Zeiten gebaut wurden (vgl. Abb. 8a). Dabei handelt es sich um



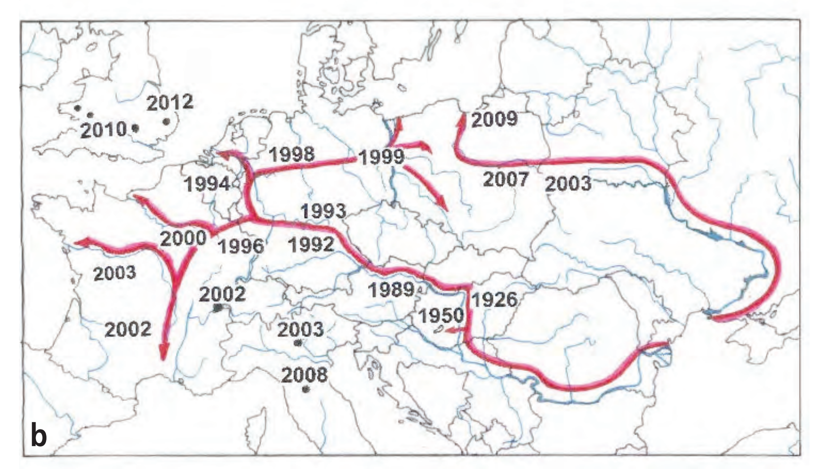


Abb. 8: (**a**) Künstliche Wasserwege (Kanäle) in Europa, deren geographische Lage und die Jahreszahl ihrer Errichtung (Eröffnung). Vergleiche: K. JAZDZEWSKI (1980). (**b**) Historischer Ausbreitungsweg von *D. villosus* entlang des südlichen und zentralen Ausbreitungskorridors im Sinne von BIJ DE VAATE et al. (2002). Jahreszahlen dokumentieren Erstfunde. Nach M. GRABOWSKI et al. (2007), HOLDICH & PÖCKL 2007.



Abb. 9: *Dikerogammarus villosus* SOWINSKY, 1894 oder Großer Höckerflohkrebs oder „killer shrimp" (Pontogammaridae). quergestreifte Form. Foto: M. Grabowski.

künstliche Wasserstraßen, die zuvor getrennte Flusssysteme mit einer unterschiedlichen Fauna und Flora nun miteinander verbinden und einen Austausch dieser Organismen untereinander ermöglichen (z.B. JAZDZEWSKI 1980). Der zweite Grund ist die Schifffahrt, deren Aufkommen und Intensität stark angestiegen ist. An Schiffe und andere künstliche Strukturen hängen sich diese aquatischen Neozoen (sie dienen diesen also quasi als Vektoren), lassen sich als „blinde Passagiere" transportieren, und verlassen ihren Transporter wieder, wo es ihnen gerade passt (ihnen die Lebensbedingungen zusagen).

Die wohl spektakulärste dieser ponto-kaspischen Amphipoden-Arten ist mit Sicherheit der Große Höckerflohkrebs, „**killer-shrimp**", *Dikerogammarus villosus* SOWINSKY, 1894 (vgl. Abb. 9). Er hat nicht nur die großen Flüsse des Europäischen Kontinents erobert (vgl. Abb. 8a), sondern ist auch in einigen Alpenseen verbreitet (vgl. Tab. 1, BACELA-SPYCHALSKA et al. 2013) und wurde 2010 erstmals auf den Britischen Inseln entdeckt: das Grafham Water ist eine Stausee in Cambridgeschire mit einer Fläche von 6,07 km^2 und einem Volumen von etwa 50.000.000 m^3 (MAC NEIL et al. 2010).

Alleine die publizierten Fundmeldungen auf dem Europäischen Kontinent hingegen seit der Ausbreitungsphase von *D. villosus* in den 1990er Jahren sind extrem zahlreich und die vollständige Literaturübersicht darüber würde alleine schon viele Seiten füllen und ein ganzen Buch benötigen. In diesem Zusammenhang wird daher nur auf Abb. 8b verwiesen sowie auf zusammenfassende Reviews, wie beispielsweise HOLDICH & PÖCKL (2007) und besonders auf REWICZ et al. (2013).

Der „killer-shrimp" besitzt wohl alle Eigenschaften, die einen Super-Invasor auszeichnen (GRABOWSKI et al. 2007). Er legt ein ausgesprochenes **Festhalte-Vermögen** an verschiedensten Oberflächen an den Tag: Schiffstaue und Segelleinen, Bootskörper, Taucheranzüge, Angler-Ausrüstung, etc. (vgl. Abb. 10). Mit einem Überlandtransport einer Yacht (MARTENS & GRABOW 2008, ROTHLISBERGER et al. 2010) dürfte er ja auch an den englischen Stausee gekommen sein, wo man ihn 2010 in den UK zuerst gefunden hat: Grafham Water, Cambrigeshire, Ost-England. Seither (2012) tauchte er auf den Britischen Inseln an drei weiteren Plätzen auf: Cardiff Bay (Süd-Wales), Eglwys Nunydd reservoir in Port Talbot (Süd-Wales), und Barton Broad in den Norfolk Broads (Ost-England) (MACNEIL et al. 2010, MADGWICK & ALDRIDGE 2011, environment agency im internet). Mit Booten und Neoprenanzügen, wie sie von Tauchern verwendet werden, gelangte er auch in touristisch viel besuchte Alpenseen (vgl. Tabelle 1, BACELA-SPYCHALSKA et al. 2013).

Des Weiteren besitzt er die Eigenschaft mehrere Tage (bis zu einer Woche) im nur **feuchten Milieu** zu überleben und außerdem ist er robust gegenüber **schlechten Umweltbedingungen**, wie beispielsweise geringer Sauerstoffgehalt, erhöhtem Salzgehalt bzw. Ionenkonzentration, höheren Wassertemperaturen, etc. (z.B. BRUIJS et al. 2001). Ja selbst der negative Einfluss des Wellenschlags ist beim Großen Höckerflohkrebs geringer als bei heimischen Arten (GABEL et al. 2011a,b).

Die Variablen seiner **Lebensgeschichte**, vor allem sein unglaublich hohes **Reproduktionspotenzial**, unterscheiden ihn von einheimischen Arten. Seine Jugendentwicklungszeit ist signifikant kürzer, er wächst rascher und wird viel größer als vergleichbare Arten, die Weibchen produzieren viel größere Eigelege (viele davon

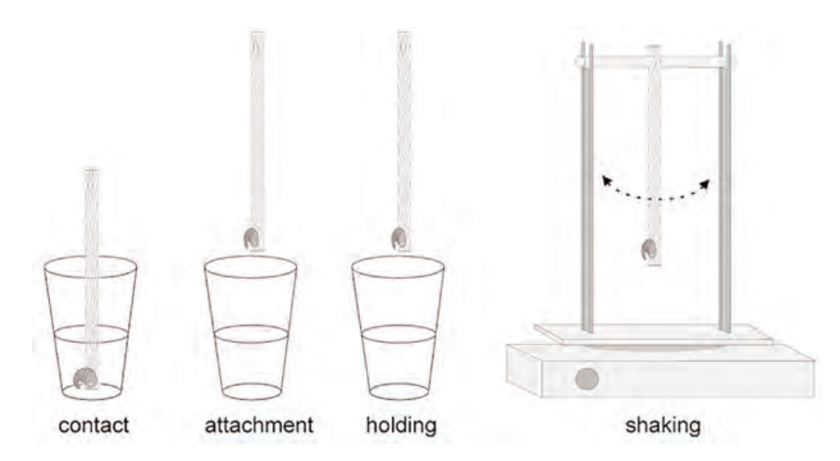


Abb. 10: Schüttelvorrichtung zum Testen des Festhaltevermögens von *D. villosus* an Segelleinen, Schiffstauen oder Neoprenanzügen von Tauchern. Vergleiche: K. BACELA-SPYCHALSKA et al. (2013). Aus: K. BACELA-SPYCHALSKA et al. (2013).

Tab. 1: Überprüfung des Vorkommens von *Dikerogammarus villosus* und *Dreissena polymorpha* in 60 Alpenseen in Österreich (A), Italien (I), der Schweiz (CH), Deutschland (D) und Frankreich (F). Seen, in denen *D. villosus* vorkommt, liegen unter 500 m ü.A., sind meist relativ groß und werden von vielen Wasserfahrzeugen (Booten) frequentiert. Vergleiche Karolina BACELA-SPYCHALSKA et al. (2013).

Nr.	Land	Name des Sees	Seehöhe (m ü.A.)	Fläche des Sees (km²)	Volumen (km³)	Leitfähigkeit (µS cm⁻¹)	pH	Anzahl Boote	*D. villosus* vorhanden	*D. polymorpha* vorhanden
L01	A	Wörthersee	450	19,38	0,81	321	8,80	624	-	+
L02	A	Ossiachersee	524	10,79	0,20	251	8,10	173	-	+
L03	A	Millsättersee	600	13,28	1,17	178	8,60	40	-	+
L04	I	Lago di Santa Croce	400	7,20	0,15	341	8,30	82	-	-
L05	I	Lago di Caldonazzo	450	5,38	0,15	287	8,60	241	-	+
L06	I	Lago di Garda	66	370,00	49,00	171	8,75	5.234	+	+
L07	I	Lago d Idro	400	11,40	0,68	193	8,50	115	-	-
L08	I	Lago d Iseo	200	61,80	7,60	246	8,60	1.467	+	+
L09	I	Lago di Garlate	213	4,64	0,07	187	8,70	186	-	+
L10	I	Lago di Varese	230	14,90	0,16	150	8,60	34	-	+
L11	I	Lago Maggiore	170	212,50	37,10	147	8,50	6.259	-	+
L12	I	Lago d Orta	300	18,10	1,25	94	7,80	211	-	+
L13	I	Lago di Lugano	270	48,90	6,50	250	8,50	2.018	-	+
L14	I	Lago di Como	200	145,90	22,50	171	8,60	4.345	-	+
L15	CH	Brienzersee	570	29,80	5,17	170	7,90	254	-	-
L16	CH	Thunersee	600	48,30	6,50	257	8,30	2.038	-	+
L17	CH	Neuchatelsee	440	218,30	13,77	264	8,09	7.360	+	+
L18	CH	Murtensee	450	22,80	0,55	342	8,11	1.535	+	+
L19	CH	Bielersee	440	39,30	1,12	305	7,10	2.749	+	+
L20	CH	Sempachersee	520	14,40	0,62	238	8,20	284	-	+
L21	CH	Hallwilersee	460	9,90	0,29	297	8,07	855	-	+
L22	CH	Baldeggersee	470	5,30	0,18	217	7,95	1	-	-
L23	CH	Vierwaldstättersee	460	87,80	12,28	201	8,32	3.449	-	+
L24	CH	Zugersee	420	38,30	3,20	240	8,20	723	+	+
L25	CH	Zürichsee	420	88,66	3,80	251	8,80	7.506	+	+
L26	CH	Greifensee	425	8,50	0,15	440	8,11	557	+	+
L27	CH	Pfaffikersee	525	3,30	0,06	350	7,58	206	-	+
L28	CH	Agerisee	730	7,30	0,36	241	8,20	92	-	+
L29	CH	Sihlsee	890	10,85	0,10	235	8,03	360	-	+
L30	CH	Wagittalersee	890	4,18	0,15	182	8,05	171	-	-
L31	CH	Klontalersee	850	3,30	0,06	190	7,91	136	-	-
L32	CH	Wallensee	420	24,19	2,50	218	8,00	705	-	+
L33	D	Ammersee	530	47,60	1,77	349	8,14	1.460	-	+

Tab. 1: Fortsetzung

Nr.	Land	Name des Sees	Seehöhe (m ü.A.)	Fläche des Sees (km^2)	Volumen (km^3)	Leitfähigkeit ($\mu S\ cm^{-1}$)	pH	Anzahl Boote	*D. villosus* vorhanden	*D. polymorpha* vorhanden
L34	D	Starnbergersee	600	56,40	3,00	284	8,20	2.177	-	+
L35	D	Kochelsee	620	5,95	0,19	328	7,55	31	-	-
L36	D	Walchensee	822	16,27	1,30	247	7,60	124	-	-
L37	D	Slventensteinsee	760	5,25	0,12	314	8,07	91	-	-
L38	A	Achensee	940	6,80	0,48	246	7,82	263	-	-
L39	D	Tegernsee	740	8,90	0,32	325	8,06	409	-	+
L40	D	Simsee	467	6,49	0,09	351	8,21	43	-	+
L41	D	Chiemsee	517	79,90	2,05	359	7,91	1.879	-	+
L42	D	Wagingersee	455	6,61	0,09	307	7,88	133	-	+
L43	A	Wolfgangsee	560	13,15	0,62	235	7,85	298	-	+
L44	A	Mondsee	480	14,21	0,51	304	7,70	444	-	+
L45	A	Irrsee (Zellersee)	560	3,47	0,05	272	8,12	117	-	+
L46	A	Attersee	560	45,60	3,94	257	7,90	1.687	-	+
L47	A	Hallsättersee	500	8,58	0,56	192	8,23	39	-	-
L48	A	Traunsee	425	25,60	2,30	257	7,90	810	+	+
L49	F	Lac Leman	372	582,40	88,90	278	7,14	14.996	+	+
L50	F	Lac d Annecy	447	27,59	1,12	231	7,20	1.763	-	+
L51	F	Lac d Aiguebelette	374	5,45	0,16	269	7,01	437	-	+
L52	F	Lac du Bourget	238	44,50	3,60	263	6,48	2.738	+	+
L53	F	Lac de Paladru	495	3,90	0,10	272	6,92	109	-	+
L54	F	Grand Lac du Laffrey	918	1,20	0,03	246	6,85	10	-	+
L55	F	Lac de Petichet	929	0,84	0,01	265	6,90	0	-	-
L56	F	Lac du Sautet	782	3,50	0,12	236	6,76	4	-	-
L57	F	Lac du Serre-Poncon	783	28,00	1,27	406	6,77	409	-	+
L58	F	Lac du Castillon	895	5,00	0,15	275	6,79	0	-	-
L59	F	Lac du Sante Croix	473	21,80	0,76	372	6,87	106	-	-
L60	D	Bodensee	395	536,00	48,00	280	7,50	16.744	+	+

haben mehr als 100 Eier oder Junge im Brutbeutel; maximal 194), die Brutentwicklungszeit ist signifikant kürzer. Mit so vielen Nachkommen könnten sich die Tiere, zumindest theoretisch, verhundertfachen! (z.B. Mordukhai-Boltovskoj 1964, Kley & Maier 2003, Devin et al. 2004, Pöckl 2007, 2009).

Schließlich unterscheidet ihn noch seine **Ernährungsweise** von den heimischen Arten, worauf seine englische Trivialbezeichnung abzielt. Er ist kein „shredder", sondern ein aggressiver Prädator und frisst die diversesten Wirbellosen Tiere (Wasserflöhe, Insektenlarven, heimische Flohkrebse, Wasserasseln, selbst stark sklerotisierte Wasserwanzen) sowie Fischeier und Fischlarven (Dick et al. 2002, Krisp & Maier 2005, Platvoet 2007, Casellato et al. 2007). Nach Marguiller (1998) und Van Riel et al. (2006) soll *D. villosus* dieselbe trophische Nische besetzen (in derselben Liga spielen) wie Fische, wie mit ^{13}C-Isotopen nachgewiesen werden konnte.

Bacela-Spychalska & Van der Velde (2013) wiesen mit ^{15}N- und ^{13}C-Isotopen nach, dass auch *Dikerogammarus haemobaphes* Eichwald, 1841, und *Pontogammarus robustoides* G.O. Sars, 1894, ein ähnliches trophisches Niveau haben wie *D. villosus*, die Werte für *Echinogammarus ischnus* (Stebbing, 1899) und *Chelicorophium curvispinum* (G.O. Sars, 1895) am niedrigsten waren und der heimische *Gammarus fossarum* Koch, 1835, mittlere Werte aufwies.

Aber *D. villosus* und die anderen Beutegreifer unter den nicht einheimischen Amphipoden fressen nicht nur andere Wirbellose, Fischeier und Fischlarven, sondern vor allem auch einheimische Flohkrebsarten. Dieses Phänomen bezeichnet man als **„intraguild predation"**. So gilt es als nachgewiesen, dass durch die invasiven Flohkrebsarten manch einheimische Art schon eliminiert oder an den Rand des (lokalen) Aussterbens gebracht wurde (Dick & Platvoet 1996, 2000, Kinzler & Maier 2003, Mac Neil & Platvoet 2005, Mac Neil et al. 2008, 2012, Van der Velde et al. 2009). Die Konsumationsrate von *D. villosus* an *Gammarus fossarum* als Beute nahm im Labor bei unterschiedlichen Temperaturbedingungen im Bereich zwischen 5 und 30 °C stark zu, weshalb der Raubdruck besonders im Frühjahr und Sommer sehr hoch ist. Bei jeder Temperatur war die Konsumationsrate von *D. villosus* Männchen deutlich höher als von Weibchen, was damit begründet wird, dass alle Körperteile, die zum Ergreifen und Festhalten

der Nahrung dienen, bei den Männchen allometrisch wachsen (VAN DER VELDE et al. 2009).

Somit können Auswirkungen auf die betroffenen Biozönosen enorm sein. Durch sein massenhaftes Auftreten und seine vorherrschend räuberische Ernährung verändert *D. villosus* die Zusammensetzung der gesamten Lebensgemeinschaften. Außerdem greift er in ökosystemare Prozesse ein. Da er selbst kaum Laubblätter frisst, aber die „shredder" eliminiert, werden die Laubblätter nicht mehr oder in nur unzureichendem Ausmaß abgebaut (um zumindest 66% weniger Biomasseabbau; MAC NEIL et al. 2011, PISCART 2011). Sie häufen sich dann an, und es kann zu Fäulnisprozessen kommen – die Wasserqualität kann sich verschlechtern, das Gewässer kann „kippen".

Der anglikanische Raum zeichnet sich dadurch aus, dass dort viel mehr Öffentlichkeitsarbeit betrieben wird. In einer groß angelegten Kampagne werden mögliche Personenkreise (vor allem solche, die mit Gewässern näheren Kontakt haben: Wassersportler, Bootsfahrer, Angler) darüber informiert, wie sie die **weitere Verbreitung** des „killer shrimp" **vermeiden** oder jedenfalls hintanhalten könnten: **„Check, Clean, Dry"** heißt es auf der homepage der zuständigen amtlichen Stellen des Vereinigten Königreiches (vgl. Abb. 11).

Weitere Studien haben ergeben, dass sich der „killer shrimp" nicht ganz so räuberisch ernährt wie die ersten Laborexperimente gezeigt haben. Man spricht dann nicht mehr vom „Prädator", sondern vom „Nahrungs-Opportunisten", der eben alles vertilgt, was gerade im Überfluss zur Verfügung steht (PLATVOET et al. 2009). Es könnte auch sein, dass sich Aggressivität und Fressverhalten mit der Invasionsphase zusammenhängt. Wenn er in einem Gebiet neu auftritt, also am Beginn der Invasion, dürfte er vergleichsweise aggressiver und räuberischer sein als später, wenn er sich schon etablieren konnte (VAN RIEL et al. 2006). Auch die seit jeher als „shredder" geltenden Bachflohkrebse (z.B. CUMMINS & KLUG 1979) dürften sich nicht nur ausschließlich pflanzlich ernähren. Vielmehr ist ihre Ernährungsweise gelegentlich auch räuberisch und kannibalisch, dürfte also vielfältiger sein. Damit bricht das strenge (schubladenartige) Denken in Ernährungsgilden etwas auf und muss hinterfragt bzw. neu überprüft werden (MACNEIL et al. 1997, PLATVOET et al. 2009).

Nach Ergebnissen von MAIER et al. (2011) konsumierte ein großer *D. villosus* bei hohen Temperaturen (18-20 °C) und einer hohen Dichte an Chironomiden (Zuckmücken) als Beute ($\geq$ 1.000 Individuen m^2) durchschnittlich 6-9 Tiere pro Tag (*G. roeselii* 4-7). Ein kleinerer (8-10 mm) *D. villosus* konsumierte 2-5 Chironomiden pro Tag, *G. roeselii* durchschnittlich 3. Die Fressrate nahm erheblich ab, und betrug bei 18-20 °C



Abb. 11: Die „public relations campaign" der amtlichen Stellen von Großbritannien. Ein von den britischen Behörden entwickeltes Logo. Damit soll die weitere Ausbreitung aquatischer Neozoen bzw. Invasoren verhindert, jedenfalls aber hintangehalten werden. Quelle: www.nonnativespecies.org/checkcleandry/index.cfm.

neun Zuckmücken bei 3$\pm$2 °C vier Zuckmücken pro Tag (*D. villosus*). Bei *G. roeselii* nahmen die jeweiligen Werte von durchschnittlich 7,5 auf 2,5 ab. Beide Gammariden fressen pro Tag etwa die Hälfte bis ein Drittel ihres eigenen Körpergewichts (MAIER et al. 2011).

Manch angewandter Fischereibiologe mag vielleicht denken, dass ein neues „Neo-Zoon" (= in einem Gebiet neu auftretende Tierart, vergleiche „Neo-Phyt") Fischnährtier, das sich rasend vermehrt und in großen Mengen auftritt, durchaus begrüßenswert sein könnte. In Experimenten waren allerdings die Test-Fische vom Exoten gar nicht so überzeugt. Sie fraßen vergleichsweise viel lieber heimische Flohkrebse (KINZLER & MAIER 2006). Das könnte zwei Ursachen haben. Während *D. villosus* nur sehr selten das Bodensubstrat des Aquariums verlässt, sausen Exemplare der heimischen Arten viel mehr herum, lassen sich sehen und ziehen so die Attacken der Fische auf sich. Andererseits sind die Invasoren mit ihren vielen Borsten und Haaren vielleicht weniger schmackhaft als die eher glatten heimischen. Auch die Ergebnisse wären mittels vergleichbarer Experimente nochmals zu überprüfen, eventuell ebenfalls mit invasiven Grundeln.

Aufgrund seiner weiten Verbreitung und leichten Verfügbarkeit in großen Mengen werden derzeit viele internationale Forschungsprogramme an *Dikerogammarus villosus* durchgeführt und es erscheinen derzeit wissenschaftliche Artikel über dieses Tier am laufenden Band. Auch ich habe diesen Trend zeitgerecht erkannt und einige wissenschaftliche Arbeiten zum Großen Höckerflohkrebs veröffentlicht (PÖCKL 2007, 2009). Es ist eine spannende Zeit und die Zukunft wird zeigen, wie es weitergehen wird. Ob und wann die Art den Sprung in die Großen Seen Nordamerikas schaffen wird, bleibt abzuwarten. Ich wette, früher oder später wird sie es irgendwie schaffen!

Erstaunlich sind auch die Ergebnisse von MAAZOUZI et al. (2011). Demzufolge soll *D. villosus* empfindlicher gegenüber erhöhten Wassertemperaturen sein als *Gammarus pulex*. Die heimische Art ist am besten an den mittleren Temperaturbereich (10-20 °C) angepasst mit Adaptionsmöglichkeiten an „extreme" Temperaturen (5-27 °C). *Dikerogammarus villosus* hingegen soll am besten an kühlere Wassertemperaturen (5-10 °C) angepasst sein mit nur geringen Adaptionsmöglichkeiten über 20 °C. Man hätte genau das umgekehrte Ergebnis erwartet. Die Gewässer in der Region des Donaudeltas im Südosten Europas, der Heimat des Großen Höckerflohkrebses, werden aber mit Sicherheit deutlich wärmer als in Mitteleuropa. Haben sich die in diesen Versuchen verwendeten französischen Populationen im Laufe der Invasion ihr Temperaturverhalten verändert? Unterscheiden sie sich physiologisch von den Donaudelta-Populationen? Eine Wiederholung des Versuchs mit Tieren aus Südosteuropa und solchen aus Westeuropa wäre interessant und könnte dieses Rätsel lösen.

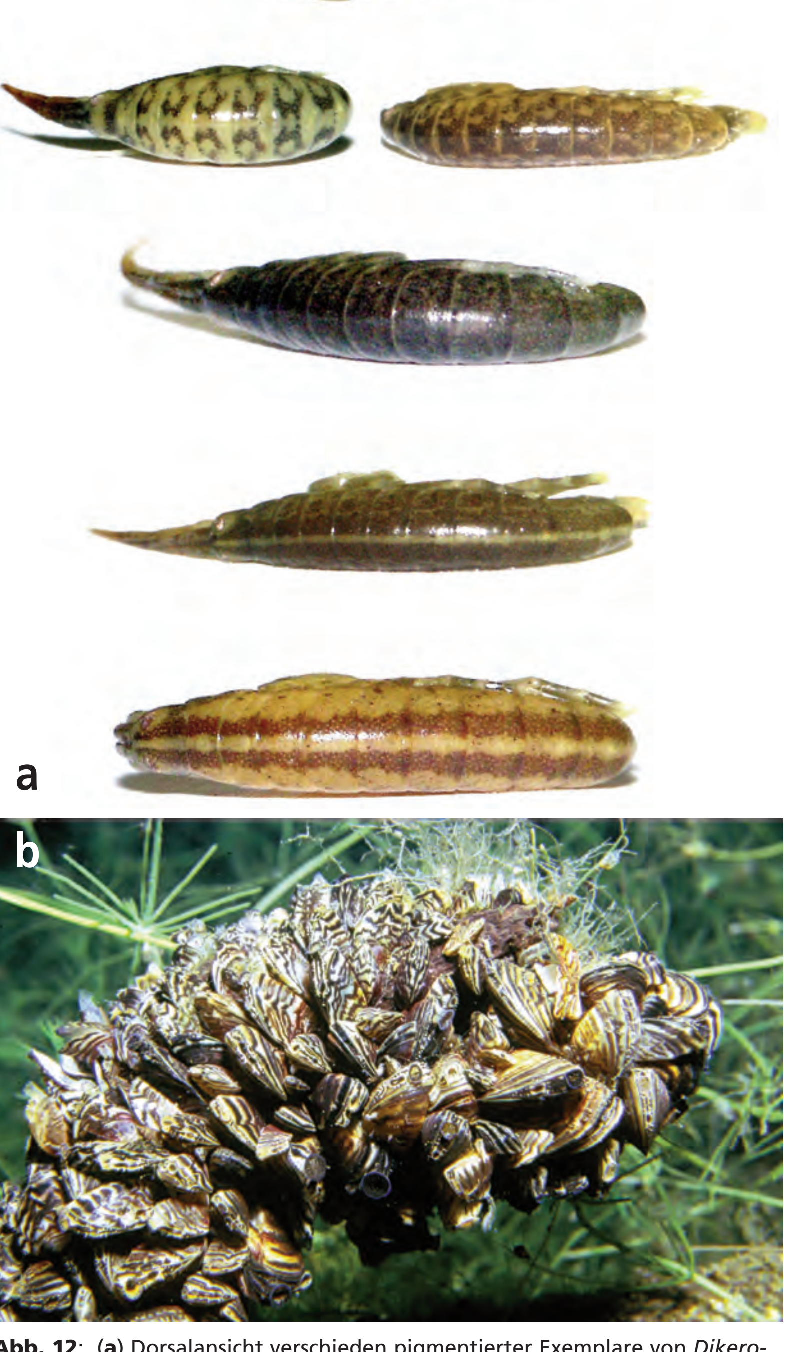


Abb. 12: (**a**) Dorsalansicht verschieden pigmentierter Exemplare von *Dikerogammarus villosus* SOWINSKY, 1894 (Foto: S. Devin); (**b**) Kolonie der Wander-, Dreikant-, oder Zebramuschel (*Dreissena polymorpha* (PALLAS, 1771) (Foto: D. Florian). Es ist weder für Menschen noch für optisch orientierte Fische leicht, *D. villosus* Individuen ausfindig zu machen, wenn sie sich auf dem „richtigen" Substrat (Untergrund) aufhalten. Vergleiche: NESEMANN et al. (1995), DEVIN et al. (2004). Ist das eine Anpassung zur Vermeidung / Reduzierung des Raubdrucks?

Für den österreichischen Donauabschnitt ist folgende Beobachtung von Interesse. Der Große Höckerflohkrebs ist, obwohl er jetzt schon lange hier ist (Erstnachweis für Österreich 1989 von Pöckl & Nesemann in Hainburg; publiziert von NESEMANN et al. 1995), bisher nicht in die direkten Donau-Nebenflüsse eingewandert. Die Verbreitungsgrenze ist hier wie „abgeschnitten". Dies ist irgendwie erstaunlich, die Gründe dafür sind bis heute unbekannt. Welche Faktoren ändern sich kleinräumig so rasch?

Dass dem Substrat wohl eine entscheidende Rolle in der Verteilung der Gammariden sowohl im Makro- als auch im Mikrohabitat zugeschrieben wird, ist aus der aktuellen Literatur bekannt (z.B. MAC NEIL & PLATVOET 2013, MAC NEIL et al. 1999): *D. villosus* ist in rasch fließenden Abschnitten, wie Fischaufstiegshilfen, auf Beton, Flusssteinen und Kies zu finden, wo Wasserpflanzen fehlen, während das Vorkommen von *G. roeselii* mit langsamen Fließstrecken mit schlammigem Boden und / oder Makrophyten korreliert.

Wohl einzigartig ist auch, dass *D. villosus* in verschiedenen Pigmentierungstypen auftritt (NESEMANN et al. 1995, DEVIN et al. 2004): uniform, längsgestreift, quergestreift und gefleckt. Uniform und quergestreift sind bei Weitem am häufigsten. Ob dies bloß eine Spielerei (Laune) der Natur ist oder ob dahinter evolutive Anpassungsmechanismen zur Reduktion des Fraßdruckes von Fischen stecken, weiß niemand.

Bekanntlich ist die ebenfalls aus dem ponto-kaspischen Raum stammende Wander-, Dreikant-, oder Zebramuschel (*Dreissena polymorpha* PALLAS, 1771) typischerweise auch quergestreift mit einander abwechselnden hellen und dunklen Streifen. Wenn sich nun Individuen der quergestreiften Form des „killer shrimp" auf einer Kolonie der Zebramuschel aufhalten, verschmelzen sie camouflageartig mit dem Untergrund und man hat Schwierigkeiten sie optisch zu entdecken (vgl. Abb. 12). So mag es auch jenen Fischen ergehen, die

mit ihrem Sehsinn zuerst die Beute ausmachen, um danach nach ihr zu schnappen. In Abb. 12 fallen quergestreifte Große Höckerflohkrebse auf ebenfalls quergestreiften Wandermuscheln jedenfalls deutlich weniger auf als auf einem nicht gleich gefärbten Untergrund. Experimente mit drei Komponenten – Wandermuscheln, Großer Höckerflohkrebse und ein Raubfisch – könnten Antworten auf diese Fragestellung bringen.

Biodiversität, Zoogeographie, evolutive Radiation, Speziation

Oberflächlich betrachtet schauen fast alle Flohkrebsarten der Binnengewässer – unsere „grauen Mäuse" also, (nicht die großen, bizarren und prachtvoll gefärbten Verwandten aus der Tiefsee, der Antarktis und des Baikalsees) – aufgrund ihres konservativen Körperbaues, vor allem für Nicht-Spezialisten ziemlich gleich aus. Damit haben sie auch Recht! Lediglich Exemplare des *Gammarus roeselii* GERVAIS, 1835, kann man aufgrund seiner Stacheln (Carinae) am Pleaon mit unbewaffnetem Auge eindeutig zuordnen (Abb. 7 Mitte). Die Artbestimmung ist eine schwierige Spezialaufgabe: man muss die größeren Männchen genau betrachten und sie mit feinen Nadeln und Pinzetten sezieren. Man muss ihre Extremitäten in mikroskopische Präparate betten, deren Beborstung untersuchen, und sie mit den jeweiligen Abbildungen aus der Bestimmungsliteratur vergleichen. Letztere verwendet auch nicht immer unmissverständliche Begriffe, und man muss genau wissen, was sie präzise bedeuten. Bei der Beschreibung neuer Arten braucht man alle Extremitäten von den ersten und zweiten Antennen, über die Mundwerkzeuge, bis zu den Uropoden und zum Telson (Schwanzklappe). Ein Beispiel dafür ist in Abb. 13 anhand des *Gammarus loeffleri* dargestellt. Die Bestimmungsliteratur verwendet in der Regel nur Merkmale von erwachsenen (adulten) Männchen, weshalb Jungtiere und Weibchen ohnedies kaum bestimmbar sind. Besonders wichtig sind Merkmale an der zweiten Antenne, an den Gnathopoden, am fünften und siebenten Schreitbein, und am dritten Uropoden. Bei Süßwasseramphipoden ist die Arbestimmung eher ein künstlerischer / spiritueller Akt denn ein wissenschaftlicher. Jedenfalls braucht man dazu eine gewisse Treffsicherheit, ein gewisses Gefühl/Gespür, einen sechsten Sinn – oder wie immer man diese nicht näher beschreibbare Eigenschaft (Talent?) bezeichnen möchte. Manche haben es angeboren und sozusagen im Blut, andere lernen es nie!

In diesem Zusammenhang ist auch interessant, dass beispielsweise die Werke von KARAMAN & PINKSTER aus den 1970er Jahren immer noch in Verwendung sind, zitiert werden, und – bibelartig – geheiligte Werke darzustellen scheinen (KARAMAN & PINKSTER 1977a,b, 1987). Die Einteilung der Süßwasser-Gammariden in die *Gammarus pulex*-, G. *roeseli*-, und G. *balcanicus*-Gruppe ist nach wie vor üblich. Es sind mit Sicherheit keine phyletischen Gruppen, aber die Handhabung ist praktisch (vgl. auch ZAMANPOORE 2010, ZAMANPOORE et al. 2009, 2010, 2011).

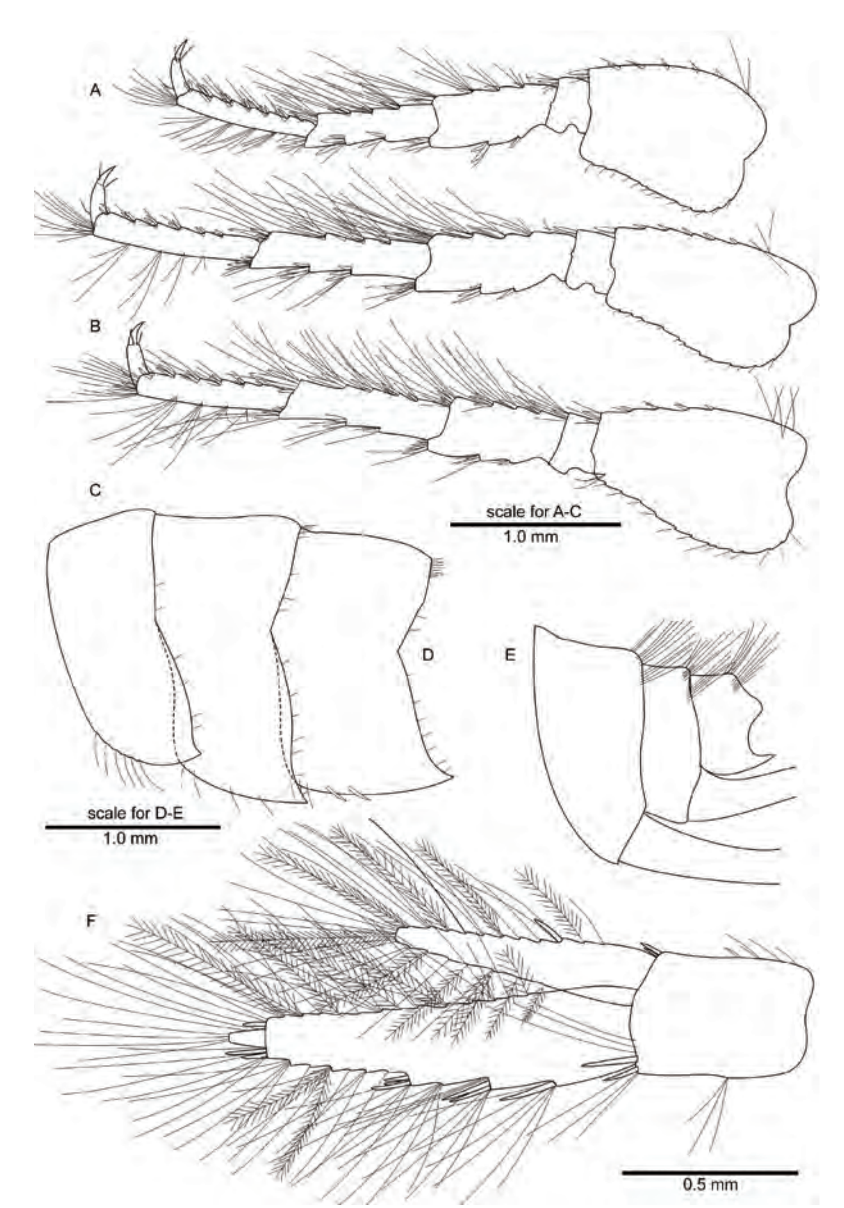
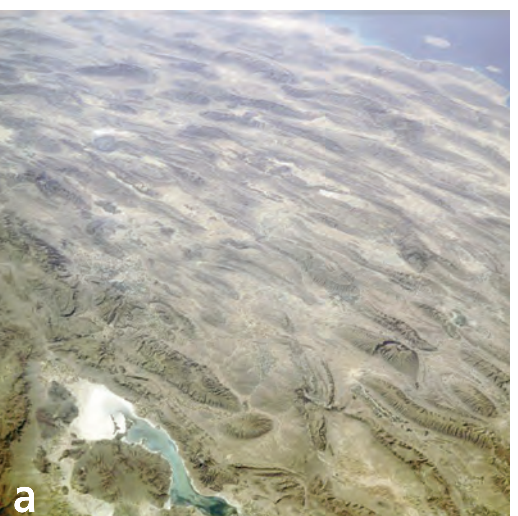


Abb. 13: Beispiele einiger Extremitäten, wie man sie für eine taxonomische Arbeit – Erstbeschreibung des nach unserem Limnologie-Professor o. Univ.-Prof. Dr. Heinz Löffler benannten Süßwasser-Amphipoden *Gammarus loeffleri* – sezieren, in ein Dauerpräparat einbetten und zeichnen muss. ♂, 12,5 mm aus dem Cheshme Golabi Spring, W von Darab (Iran). (**A**) Pereopod 5, (**B**) Pereopod 6, (**C**) Pereopod 7, (**D**) Urosomite, (**E**) Epimeralplatten, und (**F**) Uropod 3. Aus: ZAMANPOORE et al. (2010).

Zum Glück ist die heimische Amphipoden-Fauna recht überschaubar. Mittlerweile gibt es ja schon mehr Neozoen (manche davon sind ja sogar Invasoren) als heimische Arten. Ich möchte aber mit diesem Thema hier nicht in die Tiefe gehen.



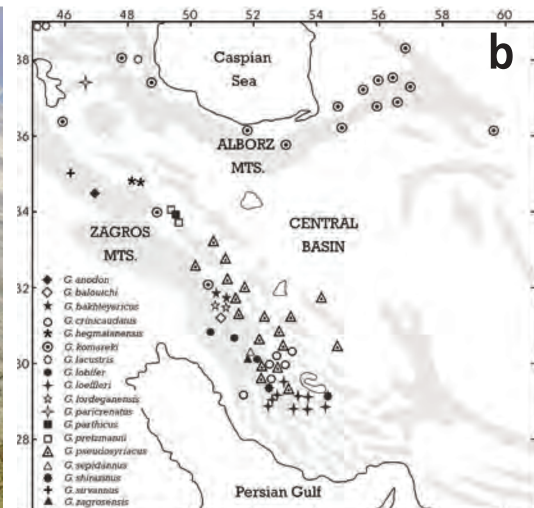


Abb. 14: (**a**) Satellitenfoto des Zagros Gebirges in Persien. Der Persische Golf befindet sich im Bild rechts unten. Zahlreiche Verzweigungen von Bergketten, die die Basis für unterschiedliche Einzugsgebiete bilden – viele davon liegen isoliert inmitten dieser Bergketten. Diese Topographie ist typisch für das Zagros-Gebirge, wahrscheinlich ein „Speziations-Nukleus" (Artbildungszentrum) (Foto: NASA Earth Observatory), (**b**) Verbreitungskarte diverser *Gammarus* Arten in Persien (grau bedeutet hohe Berge). Vergleiche: ZAMANPOORE et al. (2011).





Abb. 15: Spektakuläre Lebendfotos einiger Amphipoden-Arten aus dem Baikalsee. Verschiedene Internet-Quellen.

Es gibt bestimmte Regionen der Welt, in denen die Diversität von Süßwasser-Amphipoden besonders hoch ist. Dazu zählen in Europa die ponto-kaspische Region und vor allem die Balkanhalbinsel mit ihrer Vielfalt an Tälern, Schluchten, Bergen und Pässen (vielfach gänzlich abgeschieden und fast unzugänglich), wo es viele endemische Arten gibt, zum Beispiel auch am Ohrid- und Prespa-See in Mazedonien. Michal Grabowski hat mit seinem Team vom Institut für Wirbellose Zoologie und Hydrobiologie, Universität Lodz, Polen, in den letzten Jahren einige mehrwöchige Forschungsreisen in den Balkan (Serbien, Montenegro, Mazedonien) unternommen, um Süßwasser-Amphipoden aus unterschiedlichsten Gewässern zu sammeln (WYSOCKA et al. 2013). Man darf auf seine Ausbeute gespannt sein!

Aber auch die beiden Gebirgszüge der Türkei, das Pontische Gebirge (bis 3.932 m) und das Taurus-Gebirge (bis zu 3.756 m) sowie das ost-westlich gerichtete Elburs- (bis 5.671 m), vor allem aber das nord-südlich gerichtete Zagros-Gebirge (bis 4.550 m) des Irans sind sehr artenreich. Mehrdad ZAMANPOORE hat zusammen mit Michal GRABOWSKI, mir, und Fritz SCHIEMER (2009, 2010, 2011) vier für die Wissenschaft neue *Gammarus*-Arten aus verschiedenen Quellen, Bächen und Flüssen Persiens anhand morphologischer Merkmale beschrieben, und ein Review verfasst (ZAMANPOORE et al. 2011).

Auch dort sind vergleichbare Verhältnisse wie am Balkan zu finden: eine hohe Vielfalt an Tälern, Schluchten, Bergen, Pässen und Senken, viele davon gänzlich abgeschieden und fast unzugänglich. Die Quellen, Quellabflüsse und Bäche sind entlegen und ohne Verbindung zu anderen Gewässern. Solche Verhältnisse fördern mit Sicherheit den Grad an Endemismus. Die Flohkrebse sind eine alte Fauna. Geologische Vorgänge im Zuge von Gebirgsbildungen mögen in derartigen Landstrichen die evolutive Radiation und Artbildung begünstigt und beschleunigt haben (vergleiche dazu Abb. 14). Ebenso hoch wie die Reliefenergie und die topografische Heterogenität sind die klimatischen Amplituden, vor allem hinsichtlich Temperatur und Niederschlag (ZAMANPOORE 2010).

Baikalsee

Dieser im südlichen Ost-Sibirien liegende See mit einer Länge von 636 km und einer Breite zwischen 23 und 80 km ist der tiefste (1.640 m) und älteste See der Erde. Mit einer Fläche von knapp 31.500 km^2 ist er 44-mal so groß wie der Bodensee. Das größte Trinkwasser-

reservoir (gefüllt mit 23.000 km^3 Wasser) ist genug, um die gesamte Menschheit 50 Jahre lang zu versorgen. Die „Perle" Sibiriens, das „Auge der Erde", entstand vor über 25 Millionen Jahren und hält damit den Rekord als weltweit ältester Süßwassersee (KOZHOV 1963).

Nicht nur der See ist einzigartig, sondern auch die Tier- und Pflanzenwelt, die sich in der Abgeschiedenheit und unter dem speziellen Klima Sibiriens entwickelte. Der Baikal ist bis zu seinem Boden von höheren Lebewesen besiedelt. Von den 2.635 Arten, die im Wasser und an den Uferzonen leben, sind rund 1.800 (etwa 68%) endemisch, kommen also nur dort vor. So zum Beispiel: Turbellaria 150 Arten, Ostracoda 170 Arten, Oligochaeta 200 Arten, Gastropoda 150 Arten, Cottidae (Koppen-Fische) 33 Arten. Die größte Artenvielfalt erreichen jedoch die Amphipoden mit **362 endemischen Arten** (74 endemischen Gattungen, 10 endemische Familien (+17 Unterfamilien)). Das entspricht etwa 20% der Süßwasseramphipoden der Welt bzw. 35% der epigäischen Amphipoden (VÄINÖLÄ et al. 2013). Im Baikalsee findet man zwei Schwammfamilien: die Spongillidae, deren Mitglieder weltweit vorkommen, und die Lubomirskiidae, die endemisch im Baikal leuchtend bunt am Seeboden wachsen (MÜLLER et al. 2006). Einer der endemischen Schwämme heißt *Lubomirskia baicalensis* (DYBOWSKI, 1874). Über die Rolle des Amphipoden *Brandtia* (*Spinacanthus*) *parasitica* (DYBOWSKI, 1874) (vgl. Abb. 17) ist man sich bis heute nicht sicher. Ist es ein Symbiont, ein Kommensale oder ein Parasit? (DEMBITSKY et al. 1994, TIMOFEYEV & SHATILINA 2007).

Einen Eindruck über die atemberaubene Flohkrebsfauna des Baikalsees versucht Abb. 15 zu geben. Die Flohkrebse des Baikal sind nicht nur eine sehr artenreiche Tiergruppe, sondern nehmen fast alle denkbaren ökologischen Nischen ein (STEINBERG et al. 2010): sie zerkleinern Falllaub, weiden Algen von Steinen ab, fressen an endemischen Schwämmen und Makrophyten oder sind gar Aasfresser, die in wenigen Tagen aus einem toten Fisch ein Grätengerippe machen, und im Pelagial (= Freiwasserbereich) kommen durchsichtige planktische Amphipoden vor, die Schwärme bilden und reduzierte Augen haben. Die meisten Amphipoden leben in der Spritzwasserzone, am Seegrund, oder auf Schwämmen. Diese Arten haben gut entwickelte Augen und sind rötlich gefärbt. Manche der Baikal-Amphipoden besitzen einen bizarren Körperbau und sind farbenprächtig, wie *Acanthogammarus* (*Acyracanthus*) *victorii* (DYBOWSKY, 1874; vgl. Abb. 17). Tiefenformen neigen – ähnlich wie Arten der Tiefsee und der Antarktis – zum Gigantismus (bis zu 30 cm, STEINBERG et al. 2010, DANELIYA et al. 2011). Der 5-6 mm große *Hyalellopsis variabilis* DORGOSTAISKY, 1930 ist wirklich bemerkenswert (Abb. 16). Er hält permanent mit vier Beinchen auf jeder Seite ein Steinchen fest, die fünfmal so schwer sind wie der Flohkrebs selbst – ein enormer Kraft- und Energieaufwand! In Anlehnung an die griechische Mythologie hat man diesen Flohkrebs auch als Sisyphos unter den Amphipoden bezeichnet (Abb. 16). Nimmt man die Steinchen ab, hat das Tier große Schwierigkeiten zu laufen und fällt ruckartig – wie betrunken – von einer Seite zur anderen. Diese Anpassung mag der Fressfeindvermeidung dienen, aber das Tier ist noch völlig unerforscht (STEINBERG et al. 2010).

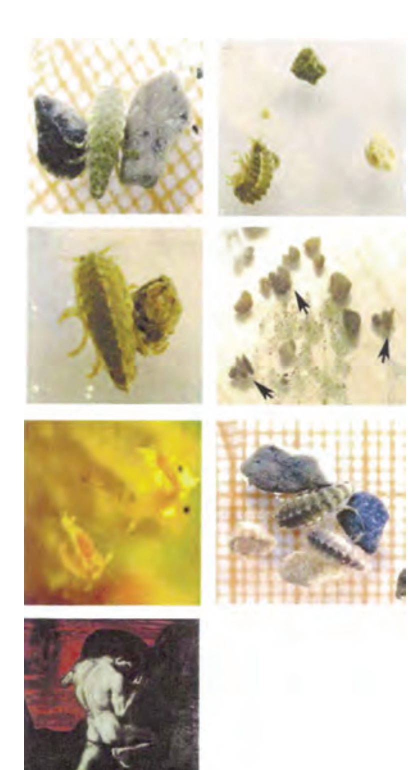


Abb. 16: Der 5-6 mm große *Hyalellopsis variabilis* DORGOSTAISKY, 1930 hält permanent mit vier Beinchen auf jeder Seite ein Steinchen fest, die fünfmal so schwer sind wie der Flohkrebs selbst. Wahrlich eine Sisyphos-Leistung (Homer: Odyssee 11. Gesang, 593-600). Quelle: http//kontinentusa. com/wp-content/ uploads/2013/03/ sadch11.jpg (in Russisch!). (Suchbegriff: *Hyalellopsis variabilis*).

Die Bachflohkrebse des Baikalsees spielen eine wichtige Rolle im Ökosystem als Detritusfresser und als Nahrung für die Fische Golumjanka, Omul, Groppen und für die Baikalrobbe, auch Nerpa (*Phoca sibirica* GMELIN, 1788), genannt.

Der Baikalsee ist umgeben von riesigen Naturschutzgebieten aus Wald und Gebirge, in denen es die besonders reiche Fauna Sibiriens gibt: Braunbären, Hirsche, Wölfe, Luchse, aber auch Zobel, Wildschweine, Elche, Adler und sogar die seltenen Schneeleoparden (SCHÄFER 1997). Das fragile Ökosystem des Baikalsees ist nicht nur durch den Tourismus bedroht – die Hälfte der über 10.000 Besucher zeltet wild auf der Insel Olchon und hinterlässt 700 Tonnen Müll (ein Problem, das sich lösen lässt) – sondern vor allem durch den Abbau von Bodenschätzen in der Region, durch Industrieabwässer (Papierkombinat Baikalsk) und durch den Klimawandel gefährdet (http://www.focus.de/wissen/

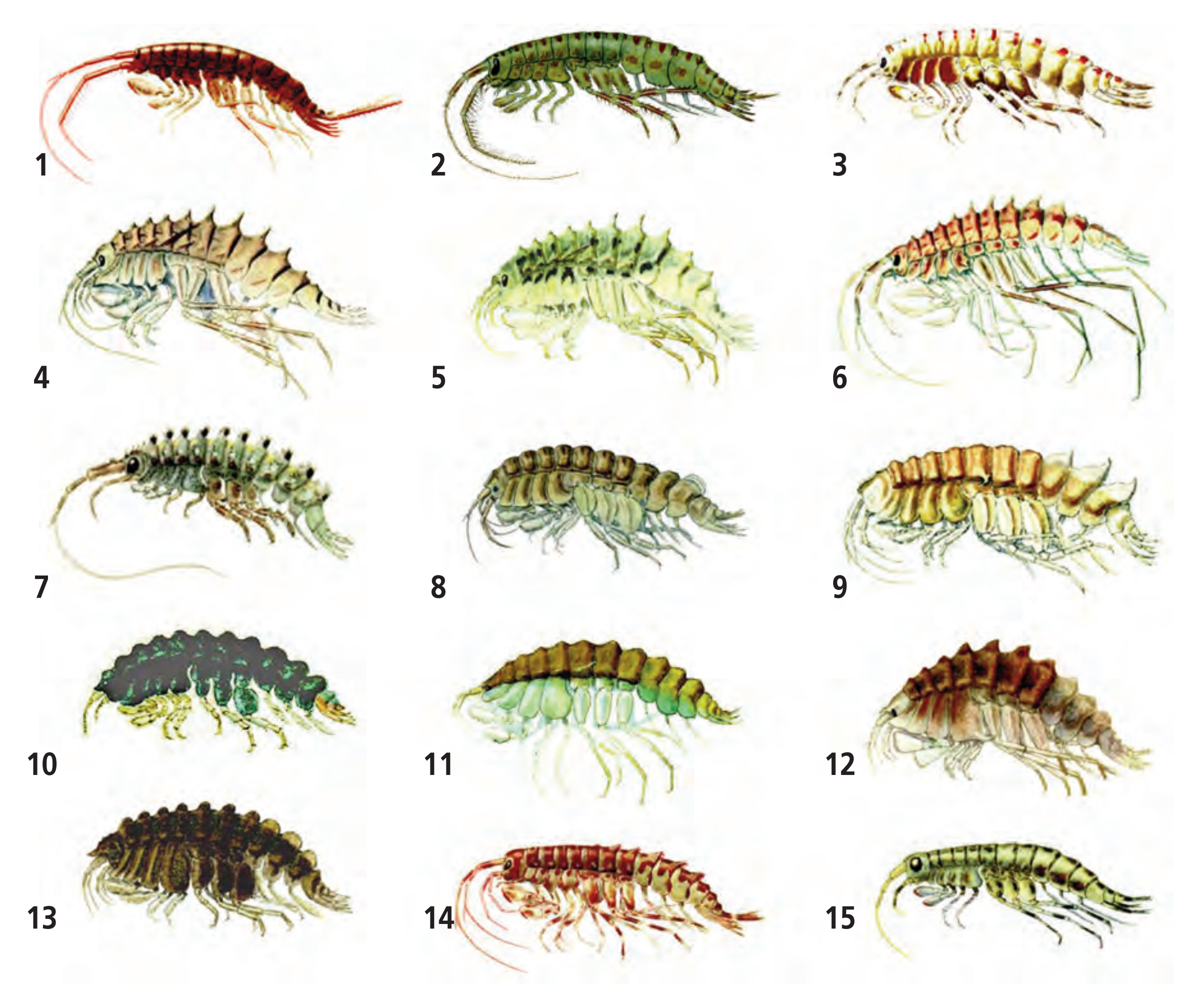


Abb. 17: Aquarelle von Prof. Dr. Vitalij Ch. Dorogostajskij (1879-1938) verschiedener charakteristischer Amphipoden aus dem Baikalsee. (**1**) *Eulimnogammarus* (*Eulimnogammarus*) *cruentus* (Dorgostaisky, 1930), (**2**) *Eulimnogammarus* (*Philolimnogammarus*) *viridis viridis* (Dybowsky, 1874), (**3**) *Odontogammarus calcaratus pulcherrimus* Dorgostaisky, 1930, (**4**) *Acanthogammarus* (*Acanthogammarus*) *victorii maculosus* Dorgostaisky, 1930, (**5**) *Acanthogammarus* (*Brachyuropus*) *nassonowi* (Dorgostaisky, 1922), (**6**) *Brandtia* (*Spinacanthus*) *parasitica* (Dybowsky, 1874), (**7**) *Carinurus sloskii* (Dybowsky, 1874), (**8**) *Carinurus belkinii* (Garjajeff, 1901), (**9**) *Hyalellopsis* (*Hyallelopsis*) *variabilis* Dorgostaisky, 1930, (**10**) *Hyalellopsis* (*Boeckaxelia*) *potanini* (Dorgostaisky, 1922), (**11**) fehlt, (**12**) *Hyalellopsis* (*Boeckaxelia*) *rubra* (Garjajeff, 1901), (**13**) *Hyalellopsis* (*Dorogammarus*) *castanea* (Dorgostaisky, 1930), (14) *Parapallasea borowskii wosnessenskii* Dorgostaisky, 1922), (**15**) *Poekilogammarus* (*Onycogammarus*) *araneolus* (Dybowsky, 1874). Quelle: http://www.baikaldivo.ru/library/articles/fold_03/article_01.htm (in Russisch!).

wissenschaft/klima/tid-15470/baikalsee-reaktion-auf-den -klimawandel_aid_434413.html).

Abb. 17 zeigt exemplarisch fünfzehn verschiedene Baikal-Amphipoden.

Seit wann beschäftigt man sich schon mit Amphipoden?

Freiherr August Johann Roesel von Rosenhof (geboren am 30. März 1705 bei Arnstadt; verstorben am 27. März 1759 in Nürnberg) entstammte einer österreichischen Kaufmannsfamilie, die sich zur Zeit der Reformation in der Gegend von Nürnberg niederließ. Dieser Naturforscher, Miniaturmaler und Kupferstecher war ein Zeitgenosse des schwedischen Naturforschers Carl von Linné (1707-1778). Im Vergleich dazu wurde Goethe im Jahre 1749, Mozart 1756 geboren.

1740 erschien die erste Ausgabe seiner Insecten-Belustigung, einer Art Vorläufer heutiger Fachzeitschriften, 1744 die zweibändige Ausgabe, die in den folgenden Jahren mit weiteren Lieferungen regelmäßig fortgeführt wurde. In den Jahren 1746, 1749 und 1755 brachte er die bisher erschienenen Arbeiten in Sammelbänden heraus. Ein vierter Band wurde nach seinem Tod 1761 von seinem Schwiegersohn verfasst. Gerühmt werden die prächtigen, naturgetreuen, exakten und detailreichen Illustrationen in den Insecten-Belustigungen (vgl. Abb. 18) und die Schärfe seiner Beobachtungsgabe.

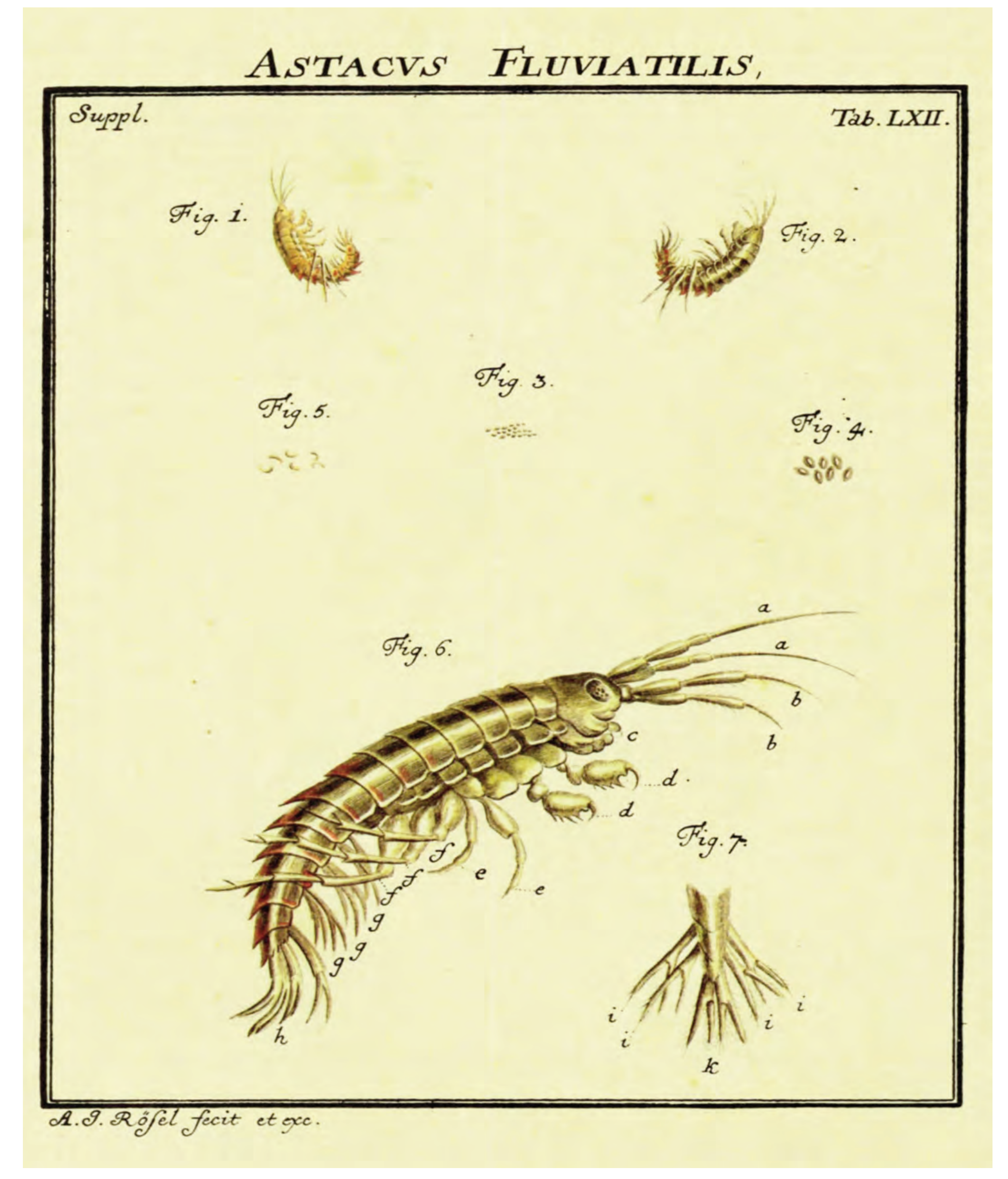


Abb. 18: entspricht Tafel LXII bei ROESEL VON ROSENHOF. Zu Fig. 1 und 2 schreibt Roesel, dass dies die Originalgröße sei (bzw. „größer als selbige wird sie nicht gleicht gefunden" schreibt ROESEL). Fig. 1 und 2 sollen nur verschieden gefärbte Exemplare darstellen: Fig. 1 (= „roth"), Fig. 2 (= „grünlichtgrau oder olivenfarb"). Fig. 3, Eier in einem frühen Entwicklungsstadium, Fig. 4, Eier in einem späten Entwicklungsstadium, Fig. 5, junge Brut, die Mutter verlassend (Figs 3, 4, 5 in natürlicher Größe). ROESEL hatte „bald funfzehn, bald aber auch mehrere Eyer gezählet". Fig. 6 = äußere Struktur : a Antenne 1, b Antenne 2, c Mandibel, d Gnathopoden, e und f Pereopoden, g Pleopoden. Fig. 7 = Urosom, i erste und zweite Uropoden, k dritte Uropoden (das mediane Telson ist nicht beschriftet).



Abb. 19: Logo fürs fünfzehnte „Internationale Colloquium on Amphipoda", das vom 2.-7. September 2013 in Szczawnica, Polen, unter dem Motto *„Amphipoda – the way of life"* stattgefunden hat. Eine gelungene Tagung in jeder Hinsicht! Ich freue mich schon auf die ICA16 in Portugal.

Der Flussflohkrebs, *Gammarus roeselii*, ist nach ROESEL benannt. Der Freiherr widmete der „*kleinen Garneele unserer Flüsse*" – wie er von diesem Amphipoden sprach – zehn Paragraphen auf sieben Seiten (351-357). Auf der zweiundsechzigsten (LXII.) Supplementstabelle zeichnet er sieben Abbildungen (vgl. Abb. 18). Auf der originalen Druckplatte steht *Astacus fluviatilis*, obwohl bereits ROESEL selbst feststellte, „*dass dieses Wasserinsect nicht mit unserem Flusskrebs übereinkommet, weil ihm sonderlich die Krebsscheren mangeln*". Er habe es aber „*nicht mehr ändern können, weil die Platten schon abgedruckt gewesen, als ich dieser unrechten Aufschrift innen geworden*" bin.

GERVAIS beschrieb den Flussflohkrebs 1835 unter dem heute korrekten Namen G. *roeselii* GERVAIS, 1835. Da er die Beschreibung lateinisch verfasste und den latinisierten Namen des Freiherrn, also „ROESELIUS", verwendete, lautet die Genetivform *roeselii*. Deshalb ist die Schreibweise mit doppeltem i taxonomisch korrekt; oft sieht man aber auch die Schreibweise mit nur einem i.

Somit begann Freiherr August Johann ROESEL VON ROSENHOF bereits Mitte des 16. Jahrhunderts – also noch vor der Geburt GOETHES oder MOZARTS! – mit der Veröffentlichung seiner monatlich herausgegebenen Insecten-Belustigung. Dabei sind die Texte ROESELS erstaunlich exakt, modern und brillant formuliert und beinhalten die Beschreibung des Aussehens (Morphologie), der Fortbewegung, des Nahrungserwerbs, der Reproduktion und Entwicklung, der individuellen Lebensgeschichte als auch erste Versuche, Flussflohkrebse in einem Glas am Leben zu erhalten. So schrieb er beispielsweise zu letzterem Thema wie folgt:

„So schwer diese Art von Garneelen in einem Glas voll Wassers lebendig, eine Zeit lang, zu erhalten sind, indem sie insgemein, ehe kaum die Hälfte des Tages dahin ist, bereits absterben, und hernach einen unerträglichen Gestank von sich geben: so habe ich doch öfters, etliche derselben, in einem Glas bey acht Tagen lang, gesund und frisch erhalten. Um aber solches ins Werk zu richten, mußte ich ihnen alle Tage zweimal frisches Wasser geben, oder selbiges in einer solchen Bewegung erhalten, dass es zu und abfließen konnte. Sobald aber eine dieser Garneelen abstürbe, so bald mußte ich auch selbige von den noch lebenden abfischen: denn wenn eine solche nur zwey Stunden unter den gesunden blieb, so fingen die anderen an matt zu werden, und bald danach sturb eine nach der anderen dahin."

Das kann ich hundert prozentig bestätigen.

Die erste Beschreibung der Lebensgeschichte von G. *roeselii* lautet folgendermaßen:

„Als ich einmal eine solche junge und noch ganz kleine Garneele, durch ein zweites Vergrößerungsglas betrachtete, konnte ich mich nicht genug über ihre zarte und feine Struktur wundern, indem sich an selbiger bereits alle und auch die allerkleinsten Theile zeigten, die man an einer größeren und bereits ausgewachsenen wahrnimmt. Diesemnach kommt auch dieses Wasserinsect, gleich den Krebsen und anderen Insecten mehr, bis auf die Größe, in seiner Vollkommenheit aus dem Ey, und ist nachgehends keiner anderen Verwandlung unterworfen, sondern häutet sich nur so oft als es ihr Wachsthum erfordert, welches in einem Jahr wohl mehr als viermal geschieht. Wie ich vor bereits gesagt habe, so trifft man dieselben, den ganzen Sommer hindurch, von unterschiedlichem Alter und Größe an, und also findet man jederzeit sowohl Eyer als junge und alte: jetzt setze ich noch hinzu, daß sich ihr Alter nicht viel über ein Jahr erstrecke, und daß sie also geschwinde wachsen, und ihre oftmalige Häutung ebenher vor sich gehe, als bey den Krebsen womit sie Herr FRISCH *vergleichen wollen, hernach aber sterben."*

Auch das ist verblüffend korrekt und sehr treffend ausgedrückt.

ICA

Amphipoden-Forscher aus aller Welt haben sich zusammengetan und eine internationale Vereinigung gegründet, die jedes zweite Jahr eine Tagung ausrichtet: die ICA, „***I**nternational **C**olloquium on **A**mphipoda*". Zum ersten ICA trafen sich vom 15.-19. April 1969 unter der Organisation von Prof. Sandro RUFFO 16 Wissenschaftler aus neun Ländern im Naturhistorischen Museum in Verona (JAŻDŻEWSKI 2013). Die ICA 15 fand vom 2.-7. September 2013 in Szczawnica, Polen, unter dem Motto „*Amphipoda – the way of life*" statt (Abb. 19). In dieser Gesellschaft fühlt man sich wirklich wohl und es ist schon etwas sehr cooles Amphipoden-Forscher zu sein. Die ICA 16 wurde bereits angekündigt und wird vom 7.-11. September 2015 von Mitarbeitern der Universität von Aveiro, Portugal, organisiert, die ICA 17 wird wahrscheinlich in der Türkei stattfinden. Ich habe schon an vielen **internationalen Tagungen** teilgenommen und kenne die Kollegenschaft persönlich bestens. Wenn man als Student zum ersten Mal bei derartigen Veranstaltungen teilnimmt und die Autoren wichtiger

wissenschaftlicher Artikel, die man natürlich gelesen hat, trifft und vor ihnen zunächst einmal in Ehrfurcht erstarrt, ist dies ein großartiges Erlebnis. Man sieht dann, dass die Träger dieser großen Namen auch nur Menschen sind und reden, essen, trinken, lachen. Dann legt man die Scheu ab, mischt sich darunter, beginnt zu sprechen und Fragen zu stellen, sich einfach zu unterhalten. Die Amphipoden-Forscher sind ganz besonders nette, liebe, gesellige Leute und die Tagungen sind unübertroffen spitze.

Zusammenfassung

Zusammenfassend spricht daher Einiges für die Flohkrebse:

1. Leichte örtliche Verfügbarkeit in großer Anzahl (keine Rote Liste-Art)
2. Ganzjährige Verfügbarkeit aller Stadien (fast ganzjährige Reproduktion)
3. einfaches qualitatives Sammeln: Küchensieb, Eimer, weiße Sammelschale
4. ideale Größe zum Hantieren (mit freiem Auge sichtbar, nicht gefährlich)
5. einfaches Aussortieren der Population (Präkopula-Pärchen, eiertragende Weibchen, Photophobie hilfreich beim Sortieren von Größenklassen)
6. Sex und Reproduktion als Motor der hohen Produktionsrate
7. Rolle im Ökosystem – Laubblätter (POM) – „shredder" – Müllabfuhr und „Fischnährtier"
8. Hohe Biomasseproduktion – „Fischnährtier" – Nahrungspyramide
9. Ideal für Experimente zu diversesten Fragestellungen (kurzzeitige Haltung nicht schwierig) beispielsweise in der Ökotoxikologie
10. Studienobjekte für Invasionen – Auswirkungen und Folgen auf (einheimische) Arten, Lebensgemeinschaften und Ökosysteme?
11. Biodiversität und Taxonomie – Zoogeographie – evolutive Radiation – Speciation
12. Amphipoden-Forscher-Vereinigung inklusive Tagungen (ICA)

Man könnte jetzt in die Tiefe gehen und zu jedem dieser Punkte, insbesondere von Punkt 6 bis 11 – die Punkte 1 bis 5 sowie 12 wurden bereits einleitend behandelt und viel mehr ist dazu nicht zu sagen – ein separates Kapitel verfassen. Dies würde wahrscheinlich den Beitrag zu diesem Denisia-Band sprengen.

Verblüffend und interessant sind – neben den invasiven Arten und ihren Auswirkungen – Phänomene des Zusammenlebens (Symbiose, Parasitismus, Kommensalismus) zwischen verschiedenen Tieren, wie zum Beispiel der baikalische Amphipode *Brandtia* (*Spinacanthus*) *parasitica* (DYBOWSKI, 1874) am endemischen Schwamm *Lubomirskia baicalensis* (DYBOWSKI, 1874).

So hat LÖRZ et al. (2014) aus der Tiefsee vor Neuseeland (530-1500 m) eine neue Amphipoden-Gattung und -art (Familie Chevaliidae) beschrieben, nämlich *Bryoconversor tutus* gen. et sp.nov., die in der Bryozoe *Onchoporoides moseleyi* (Calwelliidae) lebt. Damit haben die Autoren erstmals eine Amphipoden – Bryozoen – Lebensgemeinschaft entdeckt, über deren möglichen Vor- und Nachteile noch diskutiert wird. Wenn so etwas nicht interessant ist?

Besonders beeindruckend fand ich auch die Geschichte über den baikalischen Sisyphos-Amphipoden, *Hyalellopsis variabilis* DORGOSTAISKY, 1930, der stets mit zwei schweren Steinchen herumläuft!!

Ich habe versucht viele gute Gründe für meine Liebesbeziehung zu den Süßwasser-Amphipoden aufzulisten, habe aber – zugegeben – gelegentlich auch das Süßwasser verlassen. Darüber hinaus habe ich versucht meine mit diesen Tieren gemachten praktischen Erfahrungen mitzuteilen, die eventuell für Anfänger als Empfehlungen hilfreich sein könnten, die aber in dieser Form so gut wie nie publiziert werden.

Wer mich jetzt noch immer nicht versteht, für dem bzw. die mag dies wohl für immer ein Rätsel bleiben. Ich kann mir ein Leben ohne Flohkrebse jedenfalls nicht vorstellen!

Meine zweite Liebe in der Biologie: die Flusskrebse

Neben den Flohkrebsen interessieren mich, wie man aus meiner Biographie unschwer erkennen kann, die zu den Zehnfußkrebsen gehörenden Flusskrebse, die größten Evertebrata unserer Gewässer. Diese gepanzerten Ritter sind faszinierend aufgrund ihrer Größe und ihrer Verhaltensweisen, und lassen sich deshalb sehr gut didaktisch einem breiteren Publikum vorstellen. Besser, denke ich, als man das mit den kleinen, unscheinbaren Flohkrebsen machen kann. Interessanterweise gibt es alle paar Dezennien hierzulande einen hype für Flusskrebse. Diesen letzten Mitte der 1990er Jahre habe ich sofort erkannt und habe mich auch gleich an dieser Welle beteiligt (vgl. EDER & HÖDEL 1998).

Bei Flusskrebs-Populationen mit nicht allzu großer Dichte kann man ohne spezielle Kartierungsgängen des Nachts mit einer Taschenlampe (oder besser mit Stirnlampe damit man beide Hände frei hat) und beköderten Reusen nicht sicher sein, ob Flusskrebse in einem Gewässer sind oder nicht. Der Aufwand eines gesicherten Nachweises ist also weit höher als bei den Flohkrebsen. In Gewässern mit großer Flusskrebsdichte – leider gibt es diese heutzutage kaum noch – kann man Fluss-



Abb. 20: Meine geheime Geliebte, die Verhaltensforschung und Evolutionsbiologie.

krebse auch tagsüber sichten und vom Gewässerboden mit der Hand greifen. Aber Vorsicht! Flusskrebse sind aggressiv, wehrhaft (können zwicken).

Der Nachteil der Flusskrebse gegenüber den Flohkrebsen ist, dass die heimischen Bestände akut „vom Aussterben bedroht" sind. Guten Gewissens würde ich keine Exemplare aus natürlichen Populationen entnehmen und leider kenne ich persönlich viele Gewässer, in denen früher heimische Flusskrebse lebten und heute nur mehr, Signalkrebse (teilweise extrem massenhaft) vorkommen, oder Gewässer, in denen es heute überhaupt keine Krebse mehr gibt. Selbst der, früher doch nicht so seltene, Steinkrebs (*Austropotamobius torrentium*) ist in vielen kleinen Waldbächen verschwunden und man weiß nicht so recht den Grund dafür.

Für wissenschaftliche Arbeiten braucht aber immer eine gewisse minimale Stichprobengröße, um statistisch abgesichert Aussagen treffen zu können. Wenn man das wollte, müsste man auf Tiere von Zuchtstationen zurückgreifen.

Des Weiteren sind sie aufgrund ihrer Größe schwieriger zu halten, wenn man sich dies ernsthaft über längere Zeit vornimmt (oder man hält wenige Exemplare nur zum persönlichen Gaudium in einem Aquarium). Für den ersten Fall jedoch kommt dann nicht mit kleinen Schalen und Gefäßen aus, sondern braucht größere Behältnisse bis sehr große Becken, Umwälzpumpen, Filter, spezielle Lampen, eventuell Heizsysteme, und vieles mehr. Das Equipment wird dann rasch aufwendig und sehr kostspielig und der Platzbedarf groß. Zum Transport reicht dann bald kein normaler PKW mehr aus, sondern man wird einen Jeep mit Anhänger benötigen, Hallen bauen, Investitionen tätigen (die sich dann wieder amortisieren müssen). Von besonderem Vorteil wäre daher ferner, wenn man sich ernsthaft mit Flusskrebsen beschäftigt, ein Grundstück an einem Fließgewässer zu besitzen und / oder mehrere Teiche zu besitzen oder zu pachten.

Im Gegensatz dazu kommt man bei Flohkrebsen mit vergleichsweise relativ bescheidenen Mitteln aus (siehe oben).

Ein weiterer Nachteil von den Flusskrebsen zu den Flohkrebsen als Studienobjekt ist ihre Langlebigkeit, erreichen sie doch erst mit einem Alter von 3 bis 4 Jahren ihre Geschlechtsreife und werden über 10 Jahre alt. Man kann sich daher schwer mit der Lebensgeschichte einzelner Tiere befassen, sondern wird sich speziellen Themenbereichen widmen müssen.

Meine heimliche Liebe innerhalb der Biologie

Meine ganz geheime Liebe innerhalb der biologischen Wissenschaften wäre die **Verhaltensforschung** gewesen. Ich habe schon in meiner Jugend (also noch vor dem Studium) die Bücher von Konrad LORENZ, Niko TINBERGEN und Carl VON FRISCH verschlungen. Als Kind habe ich regelmäßig die Sendung „Rendenzvous mit Tier und Mensch" von und mit Otto Koenig gesehen. Auch die Arbeiten in exotischen Ländern, wie Jane Goodall (vgl. Abb. 20) mit den Schimpansen und Diane Fossy mit den Gorillas, finde ich überwältigend und bewundere diese Frauen. In meiner Mondseer Zeit hatte ich auch die Gelegenheit und das Vergnügen Hans Winkler kennen zu lernen und schätze seine Arbeiten, vor allem viele seiner innovativen experimentellen Ansätze. Auch die Bücher von Josef Reichholf und vor allem von Hans Kotrschal, der mit den Waldrapps flog und faszinierende Erkenntnisse zu Wölfen und Hunden und der Mensch-Wolf-Hund – Beziehung gesammelt hat, habe ich verschlungen und finde sie toll.

Unter meinen Lehrern fand ich auch Rupert Riedl und seine evolutionäre Erkenntnistheorie einzigartig und herausragend. Der Bereich, in dem sich Evolutionsforschung und Verhaltensforschung überlappen, ist für mich besonders spannend. Dazu zählen insbesondere Experimente mit Intelligenz-Bestien unter den Tieren und der tierische Werkzeuggebrauch. Aus den Ergebnissen dieser Forschungsrichtungen kann man erkennen, wie intelligent Tiere wirklich sind und dass der Mensch sicherlich nicht die abgehobene Krone der Schöpfung ist, für die er sich leider hält! Nicht nur die Kommunikation von Tieren mit dem Menschen, sondern auch von Tieren untereinander ist ein faszinierender Wissenschaftszweig.

Ich hatte aber nicht den Mut Verhaltensforscher oder Evolutionsbiologe zu werden, weil ich aus bescheidenen Verhältnissen stamme und nach meinem Studium eine einschlägige Arbeit finden wollte. Und Biologie nur zum Gaudium zu studieren und später meinen

Lebensunterhalt mit ganz was Anderem zu bestreiten, wollte ich auch nicht. Und ich wusste nicht womit. Da ich an der Universität oder der Akademie der Wissenschaften nicht bleiben konnte und mir ein Museums-Job wahrscheinlich zu langweilig gewesen wäre, bin ich hauptberuflich Naturschutzsachverständiger im Niederösterreichischen Landesdienst geworden, eine Stelle, die ich voraussichtlich bis zu meiner Pensionierung ausüben werde. Dabei handelt es sich um eine interessante Arbeit mit vielen Außendiensten, aber oft sehr schwierigen Entscheidungen. Mein anstrengender Hauptberuf und meine derzeit glückliche persönliche Situation (Eheschließung, Hausbau, etc.) erlauben mir gegenwärtig leider weniger Zeit für meine wissenschaftlichen Liebesbeziehungen, die ich Ihnen oben ausführlich darstellen durfte. Man muss eben die, einem zur Verfügung stehende, Zeit optimal nützen und für die jeweiligen Lebensabschnitte besondere Prioritäten setzen.

Danksagung

Auslöser für den eigenartigen Titel des vorliegenden Artikels war meine Verlobte Antje Ziegler (Termin der geplanten Eheschließung: 05.01.2015 auf Hawaii) mit ihrer an mich gerichteten Frage, was denn an Flohkrebsen so interessant wäre. Schuld daran ist auch meine Studienkollegin Emmy Wöss, deren – wie immer nett vorgebrachten – Bitte einen Beitrag für Denisia zu schreiben, nicht ablehnen konnte und wollte. Weiters möchte ich meinem Doktorvater Uwe Humpesch für seine Anleitungen zu wissenschaftlichen Arbeiten danken, der im Juli 2014 verstorben ist.

Danke sage ich auch meinem geliebten Vater, Alois Pöckl, der im Jänner 2014 verstorben ist. Er hat mich immer mit Rat und Tat und als geschickter Handwerker auch praktisch beim Bau verschiedener spezieller Gerätschaften und Spezialanfertigungen unterstützt. Besonders gern hat er mich auf Auslandsreisen zu diversen wissenschaftlichen Tagungen begleitet (die weiteste führte uns im Jahre 2000 bis nach Australien: IAA14, eine Flusskrebstagung), verfolgte interessiert meinen Präsentationen und kannte auch schon einen Großteil meiner Kollegenschaft – und sie kannten ihn. Bedanken möchte ich mich bei meinen wissenschaftlichen Kolleginnen und Kollegen Anne-Nina Lörz (Wellington, Neuseeland), Ania Jazdzewska, Michal Grabowski (Lodz, Polen), Oliver Charkes Colemann (Berlin, Deutschland) und Simon Devin (Metz, Frankreich) für die Bereitstellung von Fotos bedanken. Herrn Dr. Norbert KASCHEK, Universität Münster, danke ich herzlich für den zweckdienlichen Hinweis auf die Arbeiten ROESELS (vgl. Abb. 18) hinsichtlich *G. roeselii*. Prof. Dr. K. JAŻDŻEWSKI hat mir dankenswerter Weise den russischen Text übersetzt.

Literatur

BACELA-SPYCHALSKA K. & G. VAN DER VELDE (2013): There is more than one „killer shrimp“: trophic positions and predatory abilities of invasive amphipods of Ponto-Caspian origin. — Freshw. Biol. **58**: 730-741.

BACELA-SPYCHALSKA K., GRABOWSKI M., REWICZ T., KONOPACKA A. & R. WATTIER (2013): The „killer shrimp“ *Dikerogammarus villosus* (Crustacea: Amphipoda) invading Alpine lakes: overland transport by recreational boats and scuba-diving gear as potential entry vectors? — Aquat. Conserv: Mar. Freshw. Ecosys. **23**: 606-618.

BIJ DE VAATE A.B, JAŻDŻEWSKI K., KETELAARS H.A.M., GOLLASCH S. & G. VAN DER VELDE (2002): Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrate species in Europe. — Can. J. Fish. Aquat. Sci. **59**: 1159-1174.

BOLLACHE L., DEVIN S., WATTIER R., CHOVET M., BEISEL J.-N., MORETEAU J.C. & T. RIGAUD (2004): Rapid range extension of the Ponto-Caspian amphipod *Dikerogammarus villosus* in France: potential consequences. — Arch. Hydrobiol. **160**: 67-66.

BRUIJS M.C.M., KELLEHER B., VAN DER VELDE G. & A. BIJ DER VAATE (2001): Oxygen consumption, temperature and salinity toleracne of the invasive amphipod *Dikerogammarus villosus*: indicator of further dispersal via ballast water transport. — Arch. Hyrobiol. **152**: 633-646.

CASELLATO S., VISENTIN A. & G. LA PIANA (2007): The predatory impact of *Dikerogammarus villosus* on fish. — In: GHERARDI F. (ed.), Biological invaders in inland waters: Profiles, distribution and threats. 495-506. Springer.

CUMMINS K.W. & M.J. KLUG (1979): Feeding ecology of stream invertebrates. — Ann. Rev. Ecol. Syst. **10**: 147-172.

CUMMINS K.W., MINSHALL G.W., SEDELL J.R., CUSHING C.E. & R.C. PETERSEN (1984): Stream ecology theory. — Verh. Int. Ver. Limnol. **22**: 1818-2817.

DANELAYA M.E., KAMALTYNOV R.M. & R. VÄINÖLÄ (2011): Phylogeography and systematics of *Acanthogammarus* s.str., giant amphipod crustaceans from Lake Baikal. — Zool. Script. **40**: 623-637.

DARWIN C. (1881): The formation of vegetable mould through the action of worms, with observations on their habits. — John Murray. London.

DE BROYER C. & JAŻDŻEWSKA A. (2014): Biogeographic patterns of southern ocean benthic amphipods. — In: DE BRYOER C., KOUBBI P., GRIFFITHS H.J., RAYMOND B. & C. D UDEKEM D ACOZ (eds), Biogeographic Atlas of the Southern Ocean. Scientific Committe on Antarctic Research. Cambridge, UK. XII + 498 pp.

DEMBITSKY V.M., REZANKA T. & A.G. KASHIN (1994): Comparative study of the endemic freshwater fauna of Lake Baikal – VI. Unusual fatty acid and lipid composition of the endemic sponge *Lubomirskia baicalensis* and its amphipod crustacean parasite *Brandtia* (*Spinacanthus*) *parasitica*. — Comp. Biochem. Physiol. B **109**: 415-426.

DEVIN S., PISCART C., BEISEL J.-N. & J.-C. MORETEAU (2004): Life history traits of the invader *Dikerogammarus villosus* (Crustacea: Amphipoda) in the Moselle River, France. — Int. Rev. Hydrobiol. **89**: 21-34.

DEVIN S., BOLLACHE L., BEISEL J.-N., MORETEAU J.-C. & M.J. PERROT-MINNOT (2006): Pigmentation polymorphism in the invasive amphipod *Dikerogammarus villosus*: some insights into its maintenance. — J. Zool. **264**: 391-397.

DICK J.T.A. & D. PLATVOET (1996): Intraguild predation and species exclusions in amphipods: the interaction of behaviour, physiology and environment. — Freshwat. Biol. **36**: 375-383.

DICK J.T.A. & D. PLATVOET (2000): Invading predatory crustacean *Dikerogammarus villosus* eliminates both native and exotic species. — Proceed. Roy. Soc. of Lond., Series B **267**: 977-983.

DICK J.T.A., PLAVOET D. & D.W. KELLY (2002): Predatory impact of the freshwater invader *Dikerogammarus villosus* (Crustacea: Amphipoda). — Can. J. Fish. Aquat. Sci. **59**: 1078-1084.

EDER E. & W. HÖDL (1998): Flusskrebse Österreichs. — Stapfia **58**, zugleich Kataloge des Oberösterreichischen Landesmuseums Neue Folge Nr. **117**.

ELLIOTT J.M. (2002a): A continuous study of the total drift of freshwater shrimps, *Gammarus pulex*, in a small stony stream in the English Lake District. — Freshw. Biol. **47**: 75-86.

ELLIOTT J.M. (2002b): The drift distances and time spent in the drift by freshwater shrimp, *Gammarus pulex*, in a small stony stream, and their implications for the interpretation of downstream dispersal. — Freshw. Biol. **47**: 1403-1417.

GABEL F., PUSCH M.T., BREYER P., BURMEISTER V., WALZ N. & X.-F. GARCIA (2011a): Differential effect of wave stress on the physiology and behavior of native versus invasive benthic invertebrates. — Biol. Inv. **13**: 1843-1853.

GABEL F., STOLL S., FISCHER P., PUSCH M.T. & X.-F. GARCIA (2011b): Waves affect predator-rey interactions between fish and benthic invertebrates. — Oecologia **165**: 101-109.

GALIPAUD M., DECHAUME-MONCHARMONT F.-X., OUGHADOU A. & L. BOLLACHE (2010): Does foreplay matter? *Gammarus pulex* females may benefit from long-lasting precopulatory mate guarding. — Biol. Lett. Published online doi:10.1098/rsbl.2010. 0924.

GRABOWSKI M., BACELA K. & A. KONAPACKA (2007): How to be an invasive gammarid (Amphipoda, Gammaridea) – comparison of life history traits. — Hydrobiologia **590**: 75-84.

HOLDICH D.M. & M. PÖCKL (2007): Invasive crustaceans in European inland waters. — In: GHERARDI F. (ed.), Biological invaders in inland waters: Profiles, distribution, and threats. Invading Nature. Springer Series in Invasion Ecology, Volume 2. Series Editor: James A. Drake. Springer Verlag, Dordrecht, The Netherlands. ISBN-13 978-1-4020-6028-1.

JAMIESON A.J., LACEY N.C., LÖRZ A.-N., ROWDEN A.A. & S.B. PIERTNEY (2013): The supergiant amphipod *Alicella gigantea* (Crustacea: Alicellidae) from hadal depths in the Kermadex Trench, SW Pacific Ocean. — Deep-Sea Res II. **92**: 107-113.

JAŻDŻEWSKI K. (1980): Range extension of some Gammaridean species in European inland waters caused by human activity. — Crustaceana, Suppl. **6**: 84-107.

JAŻDŻEWSKI K. & A. KONOPACKA (1999): Immigration history and present distribution of alien crustaceans in Polish waters. — In: VAUPEL KLEIN J.C. von & F.R. SCHRAM (eds), The Biodiversity Crisis and Crustacea. Proceedings of the Fourth International Crustacean Congress pp. 55.64. Amsterdam, The Netherlands, 20-24 July 1998, Vol. **2**. A.A. Balkema Publishers, Rotterdam, The Netherlands.

JAZDZEWSKI K. (2013): Forty years of International Amphipod Colloquia. — 15 th ICA book of abstratcs. p. 4.

KARAMAN G.S. & S. PINKSTER (1977a): Freshwater *Gammarus* species from Europe, North Africa and adjacent regions of Asia (Crustacea – Amphipoda). Part I. *Gammarus pulex*-group and related species. — Bijdrag. Dierk. **47**: 1-97.

KARAMAN G.S. & S. PINKSTER (1977b): Freshwater *Gammarus* species from Europe, North Africa and adjacent regions of Asia (Crustacea – Amphipoda). Part II. *Gammarus roeseli*-group and related species. — Bijdrag. Dierk. **47**: 165-196.

KARAMAN G.S. & S. PINKSTER (1987): Freshwater *Gammarus* species from Europe, North Africa and adjacent regions of Asia (Crustacea – Amphipoda). Part III. *Gammarus balcanicus*-group and related species. — Bijdrag. Dierk. **57**: 207-260.

KINZLER W. & G. MAIER (2003): Asymmetry in mutual predation: possible reason for the replacement of native gammarids by invasives. — Arch. Hydrobiol. **157**: 473-481.

KINZLER W. & G. MAIER (2006): Selective predation by fish: a further reason for the decline of native gammarids in the presence of invasives? — J. Limnol. **65**: 27-34.

KLEY A. & G. MAIER (2003): Life history charcteristics of the invasive freshwater gammarids *Dikerogammarus villosus* and *Echinogammarus ischnus* in the river Main and the Main-Donau Canal. — Arch. Hydrobiol. **157**: 473-481.

KOZHOV M. (1963): Lake Baikal and its Life. — Monographiae Biologicae. Vol. **11**. VII. 344 p. Springer-Verlag.

KRISP H. & G. MAIER (2005): Consumption of macroinvertebrates by invasive and native gammarids: a comparison. — J. Limnol. **64**: 55-59.

LÖRZ A.-N. & C.O. COLEMAN (2014): Amazing new Amphipoda (Crustacea, Epimeriidae) from New Zealand's deep-sea. — Zootaxa **3838**: 423-434.

LÖRZ A.-N., MYERS A. & D. GORDON (2014): an inquiline deep-water bryozoan / amphipod association from New Zealand, including the description of a new genus and species of Chevaliidae. — Europ. J. Taxon. **72**: 1-17.

LOWERY J.K. & MYERS A. (2013): The Higher Classification of the Amphipoda. — 15th ICA book of abstracts. p. 59.

MAAZOUZI C., PISCART C., LEGIER F. & F. HERVANT (2011): Ecophysiological responses to temperature of the „killer shrimp" *Dikerogammarus villosus*: is the invader really stronger than the native *Gammarus pulex*? — Comp. Biochem. Physiol. A **159**: 268-274.

MACNEIL C. & D. PLATVOET (2005): The predatory impact of the freshwater invader *Dikerogammarus villosus* on native *Gammarus pulex* (Crustacea: Amphipoda); influences of differential microdistribution and food resources. — J. Zool. **267**: 31-38.

MACNEIL C. & D. PLATVOET (2013): Could artificial structures such as fish passes facilitate the establishment and spread oft he „killer shrimp" *Dikerogammarus villosus* (Crustacea: Amphipoda) in river systems? — Aquat. Conserv.: Mar. Freshw. Ecosyst. **23**: 667-677.

MACNEIL C., DICK J.T.A. & R.W. ELWOOD (1997): The trophic ecology of freshwater *Gammarus* spp. (Crustacea: Amphipoda): problems and perspectives concerning the functional feeding group concept. — Biol. Rev. **72**: 349-364.

MACNEIL C., ELWOOD R.W. & J.T.A. DICK (1999): Differential midrodistributions and interspecific interactions in coexisting *Gammarus* and *Crangonyx* amphipods. — Ecography **22**: 415-423.

MACNEIL C., PLATVOET D. & J.T.A. DICK (2008): Potential roles for differential body size and microhabitat complexity in mediating biotic interactions within invasive freshwater amphipod assemblages. — Arch. Hydrobiol. **172**: 175-182.

MacNeil C., Dick J.T.A., Platvoet D. & M. Briffa (2011): Direct and indirect effets of species displacement; the invading amphipod *Dikerogammarus villosus* can disrupt aquatic ecosystem energy flow and function. — J. North Am. Benthol. Soc. **30**: 38-48.

MacNeil C., Boets P. & D. Platvoet (2012): „Killer-shrimp“, dangerous experiments and misguided introductions: how freshwater shrimp (Crustacea: Amphipoda) invaders threaten biological water quality monitoring in the British Isles. — Freshwat. Rev. **5**: 21-35.

MacNeil C., Platvoet D., Dick J.T.A., Fielding N., Constable A., Hall N., Aldridge D., Renals T. & M. Diamond (2010): The Ponto-Caspian „killer shrimp“, *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894), invades the British Isles. — Aquat. Inv. **5**: 441-445.

Madgwick G. & Aldridge D.C. (2011): Killer shrimp in Britain: hype or horror? The fact about our latest invasive animal. — Brit. Wildl. **22**: 408-412.

Marguiller S. (1998): Stable isotope ratios and food web structure of aquatic ecosystems. — Doktorarbeit Universität Brüssel. 209 pp.

Maier G., Kley A., Schank Y., Maier M., Mayer G. & D. Waloszek (2011): Density and temperature dependent feeding rates in two freshwater gammarideans fed on chironomid larvae. — J. Limnol. **70**:123-128.

Martens A. & K. Grabow (2008): Das Risiko der Verschleppung neozoischer Amphipoden beim Überlandtransport von Yachten. — Lauterbornia **62**: 41.

Meijering M.P.D. (1972): Experimentelle Untersuchungen zur Drift und Aufwanderung von Gammariden in Fließgewässern. — Arch. Hydrobiol. **70**: 133-205.

Mordukhai-Boltovskoj P.D. (1964): Caspian fauna beyond the Caspian Sea. —Interat. Rev. Hydrobiol **49**: 139-176.

Müller F. (1864): Für Darwin. Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig.

Müller W.E.G., Schröder H.C., Wrede P., Kaluzhnaya O.V. & S.I. Belikov (2006): Speciation of sponges in Baikal-Tuva region: an outline. — J. Zool. Sys. Evol. Res. **44**: 105-117.

Nesemann H., Pöckl M. & K.J. Wittmann (1995): Distribution of epigean Malacostraca in the middle and upper Danube (Hungary, Austria, Germany). — Misc. Zool. Hung. **10**: 49-68.

Piscart C. (2011): Potential impact of invasive amphipods on leaf litter recycling in aquatic ecosystems. — Biol. Inv. **13**: 2861-2868.

Platvoet D. (2007): *Dikerogammarus villosus*: a gammarid with a bite. — PhD Thesis, University of Amsterdam, The Netherlands.

Platvoet D., van der Velde G., Dick J.T.A. & Shuquiang Li (2009): Flexible omnivory in *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894). — Crustaceana **82**: 703-720.

Pöckl M. (1990): Dauer der Brutentwicklung, Schlüpferfolg, Wachstum und Fekundität von sechs Populationen von *Gammarus fossarum* Koch, 1835, und von zwei Populationen von *G. roeselii* Gervais, 1835 (Crustacea, Amphipoda) aus österreichischen Fließgewässern. Dissertation Universität Wien.

Pöckl M. (1992): Effects of temperature, age and body size on moulting and growth in the freshwater amphipods *Gammarus fossarum* and *G. roeseli*. — Freshwat. Biol. **27**: 211-225.

Pöckl M. (1993): Reproductive potantial and lifetime potential fecundity of the freshwater amphipods *Gammarus fossarum* and *G. roeseli* in Austrian streams and rivers. — Freshwat. Biol. **30**: 73-91.

Pöckl M. (1995): Laboratory studies on growth, feeding, moulting and mortality in the freshwater amphipods *Gammarus fossarum* and *G. roeseli*. — Arch. Hydrobiol. **134**: 223-253.

Pöckl M. (2007): Strategies of a successful new invader in European fresh waters: fecundity and reproductive potential of the Ponto-Caspian amphipod *Dikerogammarus villosus* in the Austrian Danube, compared with the indigenous *Gammarus fossarum* und *Gammarus roeseli*. — Freshwat. Biol. **52**: 50-63.

Pöckl M. (2009): Success of the invasive Ponto-Caspian amphipod *Dikerogammarus villosus* by life history traits and reproductive capacity. Biol. Inv. **11**: 2021-2041.

Pöckl M. & U.H. Humpesch (1990): Intra- and inter-specific variation in egg survival and brood development time for Austrian populations of *Gammarus fossarum* and *G. roeseli* (Crustacea: Amphipoda). — Freshwat. Biol. **23**: 441-455.

Pöckl M. & W. Timischl (1990): Comparative study of mathematical models for the relationship between water temperature and brood development time of *Gammarus fossarum* and *G. roeseli*. — Freshwat. Biol. **23**: 433-440.

Pöckl M., Webb B.W. & D.W. Sutcliffe (2003): Life history and reproductive capacity of *Gammarus fossarum* and *G. roeseli* (Crustacea: Amphipoda) under naturally fluctuating water temperatures: a simulation study. — Freshwat. Biol. **48**: 53-66.

Rewicz T., Wattier R., Bacela-Spychalska #, Grabowski M. & T. Rigaud (2013): Twentieth anniversary of *Dikerogammarus villosus* in Western Europe – phyogeography oft the invader. — 15th ICA book of abstracts. p. 82.

Rothlisberger J., Chadderton W.L., McNulty J. & D. Lodge (2010): Aquatic invasive species transported via trailered boats: what is being moved, who is moving it, and what can be done? — Amer. Fish. Soc. **35**: 121-132.

Schäfer A. (1997): Biogeographie der Binnengewässer. Eine Einführung in die biogeographische Areal- und Raumanalyse in limnischen Ökosystemen. 258 S. — Brontraeger. Stuttgart.

Statzner B. (2008): How views about flow adaptations of benthic stream invertebrates changed over the last century. — Int. Rev. Hydrobiol. **93**: 593-605.

Steinberg C., Bedulina D.S., Pavlichenko V.V. & M.A. Timofeyev (2010): Russischer Flohmarkt am Baikalsee. — A.F. **216**: 60-66.

Sutcliffe D.W. (1992): Reproduction in *Gammarus* (Crustacea, Amphipoda): basic processes. — Freshwat. Forum **2**: 102-108.

Sutcliffe D.W. (1993a): Reproduction in *Gammarus* (Crustacea, Amphipoda): female strategies. — Freshwat. Forum **3**: 26-64.

Sutcliffe D.W. (1993b): Reproduction in *Gammarus* (Crustacea, Amphipoda): male strategies. — Freshwat. Forum **3**: 97-109.

Timofeyev M. & Z. Shatilina (2007): Different preference reactions of three Lake Baikal endemic amphipods to temperature and oxygen are correlated with symbiotic life. — Crustaceana **80**: 129-138.

VÄINÖLÄ R., DANELIYA M.E., R.M. KAMALTYNOV (2013): The endemic family diversity of Lake Baikal amphipods in a molecular perspective. — 15 th ICA book of abstracts, p. 102.

VAN DER VELDE G.I., RAJAGOPAL S., KELLEHER B., MUSKÓ I.B. & A. B. BIJ DE VAATE (2000): Ecological impact of crustacean invaders: general considerations and examples from the River Rhine. — In: VON VAUPEL J.C. KLEIN & F.R. SCHRAM (eds), The Biodiversity Crisis and Crustacea. Proceedings of the Fourth International Crustacean Congress, pp. 3-33. Amsterdam, The Netherlands, 20-24 July 1998, Vol. **2**. A.A. Balkema Publishers, Rotterdam, The Netherlands.

VAN DER VELDE G.I., NAGELKERKEN S., RAJAGOPAL S. & A. B. BIJ DE VAATE (2002): Invasions by alien species in inland freshwater bodies in Western Europe: the Rhine delta. — In: LEPPÄKOSKI E., GOLLASCH S. & S. OLENIN (eds), The biodiversity crisis and Crustacea. Proc. 4th Int. Crust. Congr., Amsterdam, The Netherlands, 20-24 July 1998. 2. Crustacean Issues, 12: 3-33. (A.A. Balkema, Rotterdam).

VAN DER VELDE G.I., LEUVEN R.S.E.W., PLATVOET D., BACELA K., HUIJBREGTS M.A.J., HENDRICKS H.W.M. & D. KRUIJT (2009): Environmental and morphological factors influencing predatory behaviour by invasive non-indigenous gammaridean species. — Biol. Inv. **11**: 2043-2054.

VANNOTE W.L., MINSCHALL G.M., CUMMINS K.W., SEDELL J.R. & C.E. CUSHING (1980): The river cintinuum concept. — Can. J. Fish. Aquat. Sci. **37**: 130-137.

VAN RIEL M.C., VAN DER VELDE G., RAJAGOPAL S., MARGUILLIER S., DEHAIRS F. & A.B. BIJ DE VAATE (2006): Trophic relationships in the Rhine foodweb during invasions and after establishment of the Ponto-Caspian invader *Dikerogammarus villosus*. — Hydrobiologia **565**: 39-58.

WORLD AMPHIPODA DATABASE (2014): http://www.marinespecies.org/amphipoda/index.php.

WYSOCKA A., GRABOWSKI M., SWOROBOWICZ L., MAMOS T., BURZYNSKI A., KILKOWSKA A. & J. SELL (2013): Lake Ohrid *Gammarus* species flock: diversity and possible origins. — 15th ICA book of abstracts p. 109.

ZAMANPOORE M. (2010): Taxonomy of freshwater *Gammarus* species from Iran with reference to their ecology and geographic variability. — Dissertation Universität Wien. p. 145.

ZAMANPOORE M., PÖCKL M., GRABOWSKI M. & F. SCHIEMER (2009): Two new sympatric species of freshwater *Gammarus* (Crustacea: Amphipoda) from Southern Zagros Region, Iran. — Zootaxa **2136**: 21-39.

ZAMANPOORE M., GRABOWSKI M., PÖCKL M. & F. SCHIEMER (2010): Two new *Gammarus* species (Drustacea, Amphipoda) from warm springs in the south-east pre-alpine area of the Zagros, Iran: habitats with physiological challenges. —Zootaxa **2546**: 31-51.

ZAMANPOORE M., GRABOWSKI M., PÖCKL M. & F. SCHIEMER (2011): Taxonomic review of freshwater *Gammarus* (Crustacea: Amphipoda) from Iran. — Zootaxa **3140**: 1-14.

Anschrift des Verfassers:

Wirkl. Hofrat Dr. Manfred PÖCKL, MSC.
Amt der Niederösterreichischen Landesregierung,
Abteilung BD2-N, Landhausplatz 1,
A-3109 St. Pölten, und
Institut für Hydrobiologie und Gewässermanagement,
Universität für Bodenkultur Wien
E-Mail: Manfred.Poeckl@noel.gv.at